

Konstruktionsmorphologie hypsodonter Backenzähne bei  
rezenten und fossilen Rodentia (Mammalia)

Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

Anne Maria Schubert

aus Köln

Bonn, 2019





Anfertigung mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der  
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

1. Gutachter: Prof. Dr. Thomas Martin

2. Gutachter: PD Dr. Irina Ruf

Tag der Promotion: 11.04.2019

Erscheinungsjahr: 2019



## I. Inhaltsverzeichnis

1	Zusammenfassung .....	1
2	Einleitung.....	3
2.1	Schmelzinseln .....	3
2.1.1	Vorkommen von Schmelzinseln.....	3
2.1.2	Forschungsgeschichte.....	7
2.2	Funktionalität herbivorer Bezahnungen .....	10
2.3	Ontogenese von Schmelzinseln .....	11
2.4	Phylogenie Rodentia.....	12
2.5	Zielsetzung .....	15
3	Material & Methoden.....	17
3.1	Material.....	17
3.1.1	<i>Cuniculus</i> .....	18
3.1.2	<i>Dasyprocta</i> .....	21
3.1.3	<i>Myocastor</i> .....	24
3.1.4	<i>Erethizon</i> .....	29
3.1.5	<i>Thryonomys</i> .....	32
3.1.6	<i>Hystrix</i> .....	34
3.1.7	<i>Castor</i> .....	39
3.1.8	<i>Steneofiber</i> .....	43
3.1.9	<i>Mylagaulus</i> .....	49
3.2	Methoden .....	54
3.2.1	Mikro-Computertomographie ( $\mu$ CT) .....	54
3.2.2	3D-Rekonstruktion.....	56
3.2.3	Morphologische Beschreibung.....	58
3.2.4	Erstellung der Schnittebenen und Definition der Abkaustadien.....	60
3.2.5	Messung der Schmelzbandlänge.....	62
3.2.6	Winkelmessung der Schmelzbänder.....	65
3.2.7	Darstellung der Winkelverteilung .....	69
3.2.8	Statistische Auswertung der Winkelverteilung .....	70
3.2.9	Fehlerbestimmung.....	73
3.3	Abkürzungsverzeichnis.....	82

## Inhaltsverzeichnis

---

4	Morphologische Beschreibung .....	83
4.1	<i>Cuniculus paca</i> .....	83
4.2	<i>Dasyprocta</i> .....	95
4.2.1	<i>Dasyprocta azarae</i> .....	95
4.2.2	<i>Dasyprocta leporina</i> .....	108
4.3	<i>Myocastor coypus</i> .....	116
4.3.1	STIPB M 6257 <i>Myocastor coypus</i> .....	116
4.3.2	STIPB M 1122 <i>Myocastor coypus</i> .....	125
4.4	<i>Erethizon dorsatum</i> .....	131
4.5	<i>Thryonomys swinderianus</i> .....	137
4.6	<i>Hystrix</i> .....	141
4.6.1	<i>Hystrix cristata</i> .....	141
4.6.2	<i>Hystrix indica</i> .....	150
4.7	<i>Castor</i> .....	162
4.7.1	<i>Castor canadensis</i> .....	162
4.7.2	<i>Castor fiber</i> .....	167
4.8	<i>Steneofiber eseri</i> .....	177
4.9	<i>Steneofiber depereti</i> .....	189
4.10	<i>Mylagaulus elassos</i> .....	191
5	Funktionelle Strukturdichte .....	199
6	Winkelverteilung .....	212
7	Diskussion .....	252
7.1	Morphologie .....	252
7.2	Zustand der Mineralisation .....	264
7.3	Funktionelle Strukturdichte .....	271
7.4	Winkelverteilung .....	280
8	Schlussfolgerung .....	285
9	Erklärung .....	289
10	Danksagung .....	290

## Inhaltsverzeichnis

---

11	Literaturverzeichnis.....	292
12	Glossar .....	303
13	Anhang.....	305

### CD-ROM

Anhang B: Längenmessung Schmelzkanten

Anhang C: Parameter und statistische Auswertung Winkelmessung Schmelzkanten

Anhang D: Winkelmessung Schmelzkanten



## 1 Zusammenfassung

Die Backenbezahnung vieler herbivorer Säugetiere weist auf der Okklusalfäche Schmelzfalten oder Schmelzinseln auf, die die reibende Funktion der Bezahnung erhöhen. Ziel der vorliegenden Arbeit ist die Klärung der Bildungsweise, die Limitierungen derartiger Strukturen und ihre Veränderung während der Abkautung, auch in Bezug auf funktionelle Aspekte.

Erstmals wurde die Bezahnung mehrerer rezenter sowie fossiler Taxa aus allen Großgruppen der Rodentia (sechs rezente Gattungen aus den Ctenohystrica, eine rezente Gattung aus dem ‚mouse-related clade‘ und je eine fossile Gattung aus dem ‚mouse-related clade‘ sowie dem ‚squirrel-related clade‘) mittels der zerstörungsfreien Methode der Mikro-Computertomographie gescannt und der Schmelzanteil virtuell rekonstruiert. Anhand der dadurch erstellten Modelle wurde das Material morphologisch beschrieben. Des Weiteren wurden anhand der Modelle zukünftige hypothetische Okklusalfächen erstellt, um einen Einblick in die komplette Ontogenese zu erhalten. Diese Okklusalfächen dienten als Grundlagen für Messungen der Schmelzbandlänge sowie der Winkelverteilung im Bezug zu der Kauichtung, die beide in Zusammenhang mit der Funktionalität der Bezahnung stehen. Mittels der Schmelzbandlänge wurde die funktionelle Strukturdichte nach einer Formel aus der Literatur ermittelt. Auf die erstellten Okklusalfächen angewendet ergeben sich so Einblicke in die Funktionalität der Bezahnung mit zunehmender Abkautung. Um die erstellten Okklusalfächen der verschiedenen Zahnpositionen vergleichen zu können, wurde eine neue Klassifizierung der Abkaustadien entwickelt, basierend auf dem Muster aus Schmelzfalten und -inseln. Diese hat im Vergleich zu bereits bestehenden, ähnlich aufgebauten Klassifizierungen aus der Literatur den Vorteil, dass sie nicht nur einen Vergleich von Ober- und Unterkieferbackenbezahnung ermöglicht, sondern auch Artübergreifend anwendbar ist. Die Ergebnisse der morphologischen Beschreibung zeigen in sechs der neun hier untersuchten Gattungen der Rodentia Aufspaltungen von Schmelzfalten und -inseln mit zunehmender Abkautung. Zum Teil ist eine gewisse Regelmäßigkeit zu finden, so sind etwa Aufspaltungen einer bestimmten Schmelzfalte oder -insel in allen Zahnpositionen einer Zahnreihe zu finden. Aufspaltungen können aber auch nur vereinzelt in einer Zahnposition auftreten. Die Anzahl der Aufspaltungen eines Schmelzelements variiert in den verschiedenen Zahnpositionen, generell liegt sie bei einer oder zwei Aufspaltungen. Die rechte und linke Kieferhälfte zeigen in der Regel ein spiegelbildliches Verhalten, allerdings sind auch hier geringe Unterschiede zu finden. Generell sind im Unterkiefer

mehr Aufspaltungen zu finden als im Oberkiefer. Im Rahmen dieser Arbeit konnte nicht geklärt werden, warum in einigen Arten keine Aufspaltungen zu finden sind. Die Regelmäßigkeiten von Aufspaltungen, etwa bei verschiedenen Arten einer Gattung, lassen zu einem gewissen Grad auf ein phylogenetisches Signal schließen. Die vorliegende Variabilität deutet aber auch auf einen Einfluss von anderen Faktoren hin.

Die Mineralisation des Schmelzanteils ist in der Regel bei dem hier untersuchten Material in eruptierter und bereits angekaueter Bezahnung abgeschlossen; vor allem die Schmelzinseln sind vollkommen mineralisiert, da eine Mineralisation nach Eruption des Zahns und Isolation der Schmelzinseln vom äußeren Schmelzband nicht mehr möglich ist. Eine Ausnahme bildet die Backenbezahnung von *Steneofiber* und *Castor*; hier muss die vollständige Mineralisation auch der internen Schmelzelemente noch erfolgen. Dies ist in beiden Fällen über die bestehenden Schmelzfalten auch nach der Eruption der Backenzähne noch möglich. In *Castor* ist somit eine deutlich größere Kronenhöhe möglich.

Die funktionellen Untersuchungen zeigen in unangekaueten Zahnpositionen zunächst einen Anstieg der Funktionalität der Bezahnung (Zunahme funktionelle Strukturdichte sowie der Schmelzbandwinkelverteilung). Mit zunehmender Abkautung bleibt je nach Art die Funktionalität gleich oder nimmt kontinuierlich ab. Bei der funktionellen Strukturdichte besteht dabei ein Zusammenhang mit der Reduktion von Schmelzfalten und -inseln; bei schrittweisem Rückgang der Schmelzelemente sinkt die funktionelle Strukturdichte kontinuierlich, bei Reduktion der Schmelzelemente etwa auf einer Höhe bleibt die funktionelle Strukturdichte annähernd konstant. Die Verteilung der Schmelzbandwinkel steht im Zusammenhang mit der Morphologie der Okklusalfäche. Parallel verlaufende Schmelzfalten und -inseln ergeben eine geringere Streuung sowie Winkel um annähernd 90°; bei gebogenen Schmelzelementen ist eine etwas größere Streuung zu finden, die Schneidkanten sind mit größerer Abweichung von 90° verteilt. Bei einigen Arten ist dabei ein zweiter, kleinerer Wertebereich vorhanden. Für den Kauvorgang ungünstige Werte von 0°, 90° sowie 180° sind kaum vorhanden. Die Schneidkanten von Ober- und Unterkieferbezahnung stehen gegeneinander versetzt, je nach Morphologie der Schmelzelemente in geringerem (parallel verlaufende Elemente) oder größerem (gebogene Elemente) Winkel. Ein Zusammenhang zwischen den Aufspaltungen von Schmelzelementen und einer Steigerung der Funktionalität kann nicht festgestellt werden.



## 2 Einleitung

### 2.1 Schmelzinseln

Einstülpungen des Schmelzes sind häufig in der Backenbezahnung von herbivoren Säugetieren zu finden. Diese Einstülpungen können sowohl seitlich sowie von okklusal auftreten (Hillson 2005, Ungar 2010). Mit fortschreitender Abkauung bilden sich aus diesen Einstülpungen isolierte Schmelzelemente auf der Okklusalfäche, so genannte Schmelzinseln. Schmelzinseln sind vollständig von Dentin umgeben und oft mit Zement gefüllt. Einstülpungen von okklusal sind mit Beginn der Abnutzung als Schmelzinseln auf der Okklusalfäche zu finden. Koenigswald et al. (1999) bezeichnen diese Art als Schmelzinseln vom Typ 1. Seitliche Einstülpungen bilden zunächst Schmelzfalten auf der Okklusalfäche. Schmelzinseln, die sich aus bestehenden Schmelzfalten abspalten, werden als Typ 2 bezeichnet (Koenigswald et al. 1999). Mit zunehmender Abkauung können die Schmelzfalten vom äußeren Schmelzband getrennt werden, so dass sich Schmelzinseln bilden. Diese wurden von Koenigswald et al. (1999) als Schmelzinseln vom Typ 3 bezeichnet.

Bei Backenzähnen mit Schmelzinseln kann sich die Morphologie der Okklusalfäche mit zunehmender Abkauung stark ändern, zum einen durch die Entstehung von Schmelzinseln aus Falten, zum anderen durch die Aufspaltung von Schmelzinseln. Daher ergeben sich häufig Probleme bei der Artbestimmung vor allem von fossilen Taxa, wie etwa bei der Einordnung fossiler Castoridae und Hystricidae (van Weers 1993a). Aber auch die Grundplanrekonstruktion kann sich schwierig gestalten, wie etwa bei Hystricidae, bei denen in der Oberkieferbezahnung je nach Bearbeiter die Anzahl der buccalen Flexus in un- bis wenig angekauften Zähnen unterschiedlich ist (z.B. drei bei Bosma (1968), vier bei Stehlin & Schaub (1951) und Sen (2001), fünf und eine mesial gelegene in Sulimski (1960), fünf und eine distal gelegene in van Weers (1990)).

#### 2.1.1 Vorkommen von Schmelzinseln

Das Vorkommen von Schmelzinseln hängt häufig mit dem Typ der Bezahnung zusammen. In mesodonter und hypsodonter Backenbezahnung sind Schmelzinseln sehr häufig, wogegen sie in euhypsodonter Bezahnung so gut wie gar nicht vorkommen. In diesen Fällen sind die Schmelzinseln nur in frühen Abkaustadien ausgebildet und verschwinden mit zunehmender Abkauung sehr schnell. So weist z.B. *Apodontia rufa* im

frühen Abkaustadium mehrere Typ 1 Schmelzinseln auf, ähnlich wie die nah verwandten, aber hypsodonten Mylagauliden (McGrew 1941, Shotwell 1958, Thenius, 1989). Über die gesamte Zahnhöhe bestehende Schmelzinseln sind aufgrund der Art der Zahnbildung bei euhypsodonter Bezahnung nicht möglich (siehe **Kapitel 2.3 Ontogenese**).

Innerhalb der Placentalia treten Schmelzinseln in mehreren Ordnungen auf. Eine Auswahl an Taxa soll im Folgenden beschrieben werden.

Die hohe Diversität der Rodentia erstreckt sich nicht nur auf die äußere Morphologie, Lebensweise und Ernährung, sondern auch auf die Bezahnung (Thenius 1989). Innerhalb der Rodentia lassen sich in jeder der drei Großgruppen (‘squirrel-related clade’ bzw. Sciuromorpha, ‘mouse-related clade’ und Ctenohystrica, siehe **Kapitel 2.4 Phylogenie Rodentia**) Vertreter mit Schmelzinseln finden, die alle unabhängig voneinander entstanden sind. Innerhalb des ‘squirrel-related clade’ handelt es sich dabei um Angehörige der Sciuridae (*Eupetaurus*, mit pentalophodonter, hypsodonter Bezahnung) (**Abb. 2-1 A**), sowie um fossile Vertreter der Aplodontidae (z.B. *Mylagaulus*, hypsodonte Bezahnung und Typ 1 Schmelzinseln) (Thenius 1989) (**Abb. 2-1 B**). Schmelzinseln innerhalb des ‘mouse-related clade’ sind bei einigen Vertretern der Castoridae zu finden, sowohl bei fossilen mesodonten Formen wie *Steneofiber* (Typ 1 und Typ 3 Schmelzinseln) (**Abb. 2-1 C**) als auch bei dem rezenten hypsodonten *Castor* (Typ 3 Schmelzinseln) (Thenius 1989). Auch bei einigen bewurzelten Arvicolinae, wie der fossilen Gattung *Mimomys* oder der rezenten Art *Ondatra zibethicus*, ist im mesialen Bereich des m1 eine Schmelzinsel zu finden (Koenigswald 1977, Thenius 1989). Diese reicht allerdings nicht sehr weit nach apikal (Koenigswald 1977). Bei euhypsodonten Gattungen, wie etwa *Arvicola*, ist diese Schmelzinsel nicht mehr vorhanden (Koenigswald 1982).

Innerhalb der Ctenohystrica besitzen die Hystricidae (z.B. *Hystrix*) Schmelzinseln (**Abb. 2-1 D**), des Weiteren mehrere Vertreter der Caviomorpha, wie *Erethizon*, *Myocastor*, *Cuniculus* oder *Dasyprocta* (**Abb. 2-1 E**). Die Backenbezahnung bei allen ist tetra- oder pentalophodont und mehr oder weniger stark hochkronig, aber immer bewurzelt (Thenius 1989).

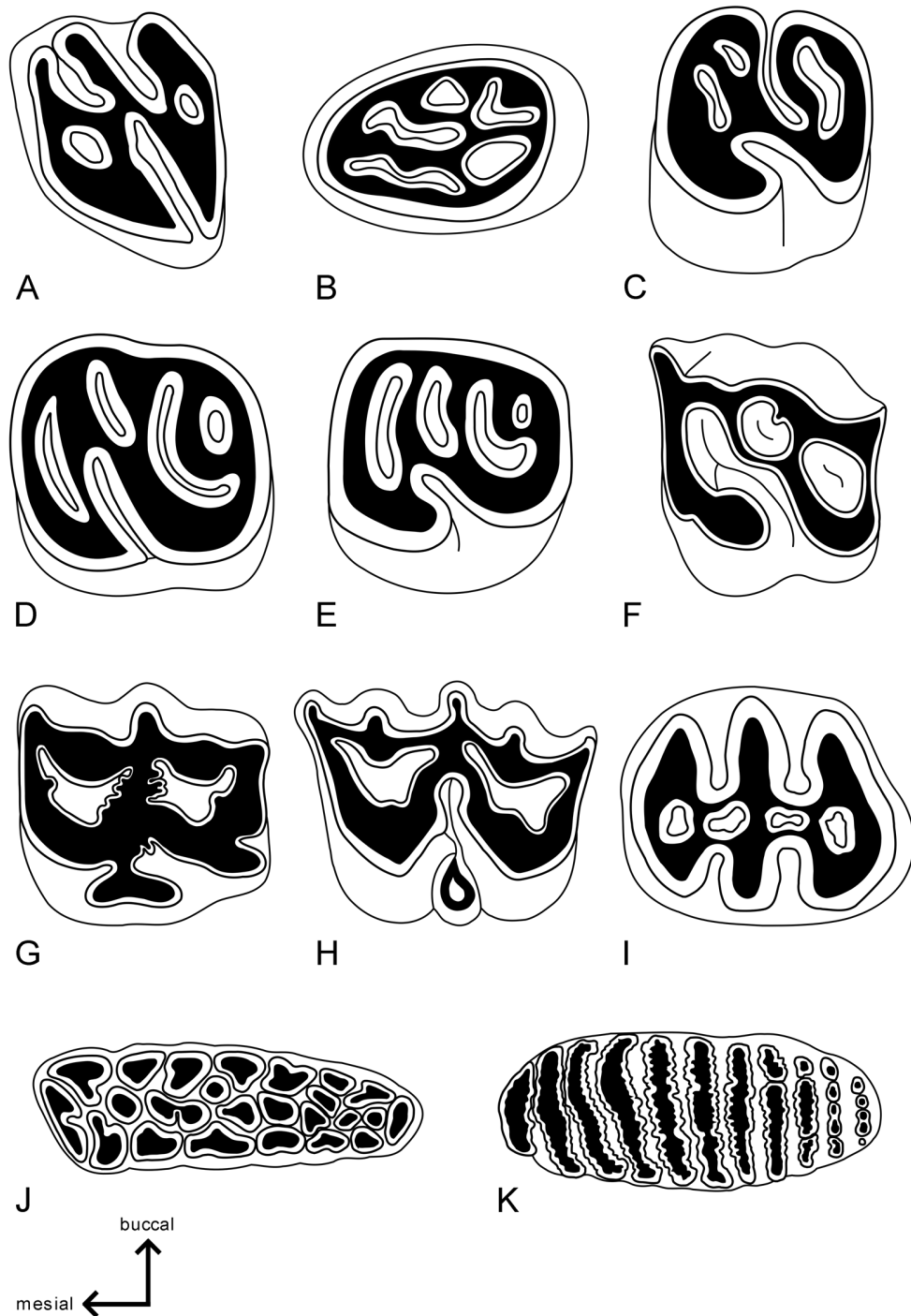
Innerhalb der Perissodactyla sind Schmelzinseln in den Rhinocerotidae und den Equidae zu finden. Die Backenbezahnung der Rhinocerotidae ist brachyodont (z.B. *Dicerorhinus sumatrensis*) bis hypsodont (z.B. *Coelodonta antiquitatis*) und besteht im Oberkiefer aus drei Lophen (Thenius 1989). Die Lophe werden getrennt durch seitliche Einfaltungen des

äußeren Schmelzbandes. Mit zunehmender Abkauung verbinden sich diese Lophe und es entstehen Schmelzinseln (Typ 3 Schmelzinseln) (**Abb. 2-1 F**). Eine Ausnahme ist die Bezahnung der fossilen Gattung *Elasmotherium*, die Backenbezahnung ist euhypsodont und es entstehen keine Schmelzinseln, dafür weisen die Lophe eine starke Krenulation auf (Thenius 1989). Die Backenbezahnung bei fortschrittlichen Equiden wie *Equus* ist hochkronig, bildet aber Wurzeln aus (Thenius 1989). Euhypsodonte Bezahnung wurde innerhalb der Equidae nicht entwickelt. Die Oberkieferbezahnung zeichnet sich durch zwei Schmelzinseln im buccalen Bereich aus, die durch okklusale Einstülpungen entstehen (Typ 1 Schmelzinseln) (**Abb. 2-1 G**). Im Unterkiefer sind Schmelzfalten zu finden, die auch mit zunehmender Abkauung nicht isoliert werden.

Innerhalb der terrestrischen Cetartiodactyla treten Typ 1 Schmelzinseln sowohl in der Ober- als auch in der Unterkieferbezahnung selenodonter Formen auf (**Abb. 2-1 H**). Selenodonte Bezahnung (und damit verbunden die Schmelzinseln) sind sowohl in brachyodonter (z.B. Cervidae) als auch in hypsodonter (z.B. Bovidae) Bezahnung zu finden (Thenius 1989). Eine euhypsodonte Backenbezahnung in Verbindung mit dem selenodonten Bauplan ist nicht bekannt.

Obwohl sie ebenfalls den tribosphenischen Molaren als Ausgangsmuster haben und eine hohe Variabilität, was Formenvielfalt und Nahrungsspektrum angeht, scheinen Marsupialia interessanterweise keine Schmelzinseln ausgebildet zu haben (Thenius 1989, Ungar 2010).

Schmelzinseln lassen sich ebenfalls bei einigen Gondwanatheria finden. Innerhalb dieser rein fossilen, sich auf die südliche Hemisphäre beschränkende Gruppe kam es mehrmals zur Entwicklung von Schmelzinseln. Ein Beispiel ist *Sudamerica ameghinoi* aus dem frühen Paläozän aus Patagonien (Koenigswald et al. 1999). Diese Art besaß hypsodonte Backenzähne, die sowohl seitliche als auch okklusale Einstülpungen aufweisen. Die hier vorhandenen Schmelzinseln sind überwiegend Typ 1 und Typ 2 Schmelzinseln (**Abb. 2-1 I**). Diese verschwinden mit zunehmender Abkauung. Erst in weit heruntergekauenen Stadien werden die seitlichen Einstülpungen isoliert, so dass sich Typ 3 Schmelzinseln bilden (Koenigswald et al. 1999). Auch bei *Vintana sertichi* aus der Oberkreide von Madagaskar besteht die Okklusalfäche einzig aus Schmelzinseln (Krause 2014). Allerdings ist die Bezahnung schon so weit abgenutzt, dass sich daraus nur schwerlich Rückschlüsse auf die ursprüngliche Zahnmorphologie sowie die Ausprägung der Hypsodontie schließen lassen. Ebenso kann nicht gesagt werden, ob die Schmelzinseln



**Abb. 2-1:** Übersicht über Bezahnungen mit Schmelzinseln (A-I) und morphologisch ähnliche Strukturen (J-K) in Okklusalanzeige. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin. Nicht maßstabsgetreu.  
**A:** M1 *Eupetaurus cinereus*; **B:** P4 *Mylagaulus* sp.; **C:** M *Steneofiber* sp.; **D:** M *Hystrix* sp.; **E:** M *Dasyprocta* sp.; **F:** M *Coelodonta antiquitatis*; **G:** M *Equus* sp.; **H:** M *Bos* sp.; **I:** oberer Molariform *Sudamerica ameghinoi*; **J:** M3 *Phacochoerus aethiopicus*; **K:** M *Elephas maximus*. Schemata nach Thenius 1989.

aus seitlichen oder okklusalen Einstülpungen stammen. Allerdings lässt die hohe Anzahl an Schmelzinseln einiger Zahnpositionen und der Umstand, dass es sich bei dem Fundstück um einen Schädel mit mehreren Zähnen in unterschiedlichen Abkaustadien handelt, den Rückschluss zu, dass zumindest einige der Schmelzinseln durch Aufspaltung (Typ 2) entstanden sind (Krause 2014).

Bei einem Vergleich der Bezahnung mit Schmelzinseln zu der Zahnmorphologie anderer Säugetiere lassen sich einige Ähnlichkeiten finden, z.B. innerhalb der Elephantidae oder Suidae. Zwar handelt es sich in diesen Fällen nicht um Schmelzinseln, allerdings sind hier auch isolierte Schmelzelemente vorhanden. Bei *Phacochoerus aethiopicus* ist der dritte Molar des Ober- und Unterkiefers vergrößert und besteht aus einer Vielzahl von Schmelzsäulen (**Abb. 2-1 J**). Des Weiteren sind die Molaren euhypsodont (Thenius 1989). Die angekaute Okklusalfäche zeigt ein Muster aus isolierten Schmelzringen, die mit Dentin gefüllt sind. In den Zwischenräumen befindet sich Zement. Damit ergibt sich ein umgekehrtes Muster, wie es in der Bezahnung mit Schmelzinseln zu finden ist. Rein funktionell dürften sich dabei allerdings Ähnlichkeiten ergeben. Bei den Elephantiden (z.B. *Elephas*) verhält es sich ähnlich. Die Bezahnung ist hypsodont und die Okklusalfäche besteht aus Schmelzlamellen, lang gestreckten isolierten Schmelzelementen, die ebenfalls mit Dentin gefüllt und von Zement umgeben sind (**Abb. 2-1 K**). Im unangekauften Zustand bestehen die Schmelzlamellen aus einzelnen aneinander gereihten Höckern, die sich mit zunehmender Abkautung verbinden (Thenius 1989). Ein schmelzinselähnliches Muster sowie die Verschmelzung der Höcker mit zunehmender Abkautung dürfte auch bei weiteren bunodonten Arten zu finden sein.

### 2.1.2 Forschungsgeschichte

Obwohl Schmelzinseln in einer Vielzahl von Gruppen entstanden sind, ist bis jetzt wenig bekannt über ihre Ontogenese und Funktion. Die ersten Arbeiten, die sich mit der Morphologie von Schmelzinseln befassen, stammen aus dem Beginn des 20sten Jahrhunderts. Ein Teil dieser Arbeiten, die sich mit den auch in dieser Arbeit untersuchten Taxa beschäftigen, soll hier kurz vorgestellt werden. In diesen Arbeiten liegt aber stets die Morphologie der Schmelzinseln im Fokus und nicht ihre Funktionalität.

Schon 1907 bearbeitete Hagmann die Morphologie der Backenbezahnung von zwei südamerikanischen Nagetieren (*Cuniculus paca* und *Dasyprocta leporina croconata*), da

ihm bewusst war, dass das Gebiss verschiedener Rodentia (z.B. Hystricidae, *Castor*, *Myocastor*) sich mit zunehmender Abkautung stark verändern kann. Dazu untersuchte er größere Mengen an Material und erstellte daraus Reihen, die jede einzelne Zahnposition in unterschiedlichen Abkautstadien zeigt. Wie auch schon andere Arten der Rodentia zeigen auch *Cuniculus paca* und *Dasyprocta leporina croconata* starke Unterschiede in ihrer Okklusalfäche mit zunehmender Abkautung, zurückzuführen auf die Isolation von Schmelzschleifen und der damit entstehenden Schmelzinseln, sowie das Verschwinden von Schmelzinseln und die Aufspaltung einzelner Schmelzfalten/-inseln in mehrere Elemente (Hagmann 1907).

Weitere Arbeiten, die sich mit der Morphologie mit zunehmender Abnutzung beschäftigen, stammen von Rusconi (1930, 1934). In seiner Arbeit von 1930 befasst er sich mit der Entwicklung des Schädels von *Myocastor coypus* vom neonaten bis hin zum adulten Exemplar und legt dabei auch ein Augenmerk auf die Backenbezahnung und die Veränderung der Okklusalfäche über die Ontogenie. Dazu erstellte er Zeichnungen von aufeinander folgenden Abkautstadien von unterschiedlichen Individuen (exemplarisch von dem M1/m1 sowie dem p4), um somit eine Übersicht über die Okklusalfäche mit zunehmender Abkautung zu erhalten. Neben der rein morphologischen Beschreibung liefert er auch einige Gedanken zur Entstehung des vorliegenden Musters an Schmelzfalten und -inseln in Bezug auf die Evolution der Myocastoridae. So deutet er etwa die am weitesten nach apikal reichende Falte aufgrund ihrer Länge als die älteste in der phylogenetischen Entwicklung der Nagetiere.

1934 publizierte Rusconi eine ähnliche Arbeit, in der er die Entwicklung der Backenbezahnung des Pakas (*Cuniculus paca*) untersuchte und auch hier unterschiedliche Altersstadien bearbeitete. Dazu erstellte er Schnittebenen einer gesamten Zahnreihe des Ober- sowie des Unterkiefers. Dabei schnitt er allerdings jede Zahnreihe nur einmal auf einem bestimmten Level und verglich dann dieses Stadium mit dem ursprünglich vorliegenden.

Hünemann (1966) untersuchte in seiner Arbeit Schnittserien des unteren Prämolaren von *Castor* sp. und stellte eine Veränderung des Okklusalfächenmusters mit zunehmender Abkautung fest. Aufbauend auf diesem Ergebnis geht er auf ein Beispiel im Fossilbericht ein, in dem fossile Castoridae aufgrund ihres starken Abkautstadiums zu anderen Gattungen zugeordnet werden.

Um einen Überblick über Variabilität der Bezahnung mit zunehmender Abkautung zu erhalten, untersuchte van Weers (1990) 35 Schädel von *Hystrix brachyura brachyura*. Dazu maß er die Größe der Okklusalfäche der einzelnen Zahnpositionen und ordnete

sie in vorher definierte Abkaustadien ein. Aufgrund der hohen Variabilität in der Reihenfolge der Isolation von Schmelzfalten und der Aufspaltung von Schmelzinseln erhielt er für die Oberkieferbezahnung 39 verschiedene Morphotypen in acht Abkaustadien, für die Unterkieferbezahnung 33 Morphotypen in sechs Abkaustadien. Dabei betont er, dass selbst damit noch nicht alle möglichen Morphologien abgedeckt werden. Die Bezahnung ist zum Teil so variabel, dass rechte und linke Molaren eines Individuums in unterschiedliche Abkaustadien fallen können (van Weers 1990).

Der ähnliche Bauplan mit Schmelzinseln bei nicht verwandten Formen führt vor allem bei der Bestimmung von fossilen Formen zu Problemen (van Weers 1993a). Fossiles Material, das zunächst *Hystrix suevicus* zugeschrieben wurde, entpuppte sich bei genauerer Betrachtung als *Anchitheriomys suevicus* und damit als Vertreter der Castoridae und nicht der Hystricidae.

Im selben Jahr verglich van Weers (1993b) die Zahnmorphologie von verschiedenen Hystricidae (*Hystrix* und *Trichys*) in unterschiedlichen Abkaustadien. In dieser Arbeit wird der Übergang von Schmelzfalten zu Schmelzinseln mit fortschreitender Abkautung (an einigen wenigen Exemplaren mit unterschiedlicher Abkautung) beschrieben. Gleichzeitig beschreibt er die mögliche Aufspaltung der Schmelzinseln in späteren Abkaustadien, wobei die Anzahl der dabei neu entstehenden Schmelzinseln stark variieren kann. Interessanterweise scheint dieses mit der absoluten Größe der Backenbezahnung zusammenzuhängen (van Weers 1993b). Gleichzeitig erfolgen nicht alle Aufspaltungen bzw. die Isolation der Schmelzinseln bei unterschiedlichen Individuen im selben Abkaustadium (van Weers 1993b). Dadurch ergibt sich eine hohe individuelle Variation. Darüber hinaus gibt van Weers keine Überlegungen zu möglichen Ursachen für dieses Muster an. Diese hohe individuelle Variation führt bei der Bestimmung von fossilen Stachelschweinarten zu Problemen, da damit das Okklusalmuster nicht zur Artbestimmung herangezogen werden kann (van Weers 2005).

Suraprasit et al. (2011) verwendeten die Methode der Mikro-Computertomographie ( $\mu$ CT) um einen Einblick in das fossile Material von *Steneofiber siamensis* zu erhalten. Daraus erstellten die Autoren virtuelle Abkaustadien, die mit dem in unterschiedlichen Abkaustadien vorliegendem fossilen Material verglichen wurden. Gleichzeitig konnte dadurch die Entstehung des Musters aus Schmelzfalten und Schmelzinseln während der Abnutzung abgeleitet werden.

Die Arbeit von Caledo & Hopkins (2012b) befasst sich mit der Variabilität des Prämolaren der Mylagauliden. Die Backenbezahnung besteht ausschließlich aus Typ 1 Schmelzinseln. Um zerstörungsfrei zu arbeiten, wurden große Mengen an Prämolaren

verschiedenster Arten (z.B. *Alphagaulus*, *Hesperogaulus*) gesammelt. Das Material wurde in unterschiedliche Abkaustadien eingeteilt und diese dann miteinander verglichen. Innerhalb der untersuchten Arten gab es eine hohe intraspezifische Variabilität, die sich nicht nur durch das unterschiedliche Abkaustadium erklären lässt. Unter anderem zeigt das Material Änderungen in der Größe und Form der Okklusalfäche und der Schmelzinseln sowie der Anzahl der Schmelzinseln mit zunehmender Abkautung. Die variable Anzahl an Schmelzinseln ist dabei unter anderem durch ein Aufspalten einiger Schmelzinseln zu erklären. Allerdings weisen auch Individuen mit demselben Abkaustadium sehr große Unterschiede auf.

## 2.2 Funktionalität herbivorer Bezahnungen

Um zähes Pflanzenmaterial zu zerkleinern, besitzen die meisten herbivoren Taxa Schneidkanten auf der oft planen Okklusalfäche der Backenbezahnung, die aus Schmelzfalten oder -inseln gebildet werden. Die Funktionalität der Bezahnung steht dabei in direktem Zusammenhang zu der Länge der Schneidkanten (Rensberger 1973). Die Länge der Schneidkanten und damit die Zunahme der Funktionalität kann auf verschiedene Varianten erfolgen, etwa durch zusätzliche Einfaltungen oder die Bildung von Schmelzinseln (Koenigswald 1982). Ein Maß für die Höhe der Funktionalität anhand der Schneidkanten ist etwa die funktionelle Strukturdichte von Schmidt-Kittler (1984). Hierbei wird die Länge der funktionellen Schneidkanten mit dem Umfang eines Kreises gleichgesetzt, die Fläche dieses Kreises berechnet und durch die Okklusalfäche (Schmelz und Dentin) geteilt (Schmidt-Kittler 1984). Je länger die Schneidkanten, umso höher sind die Werte für die funktionelle Strukturdichte und stehen demnach für eine höhere Funktionalität der Bezahnung (Schmidt-Kittler 1984). Die funktionelle Strukturdichte lässt sich zum Vergleich verschiedener Arten anwenden, aber auch bei verschiedenen Abkaustadien einer Art. Bei mesodonten bis leicht hypsodonten Arten ändert sich die funktionelle Strukturdichte stark mit zunehmender Abkautung, während sie bei extrem hypsodonten sowie euhyposodonten Arten mit zunehmender Abkautung annähernd gleich bleibt (Schmidt-Kittler 1984).

Ein weiteres Maß für die Funktionalität ist die Stellung der Schneidkanten auf der Okklusalfäche im Verhältnis zur Kaurichtung und zu den Schneidkanten des Antagonisten. Parallel zur Kaurichtung stehende Schneidkanten wären funktionslos, während bei im rechten Winkel zur Kaurichtung ausgerichteten Schneidkanten die

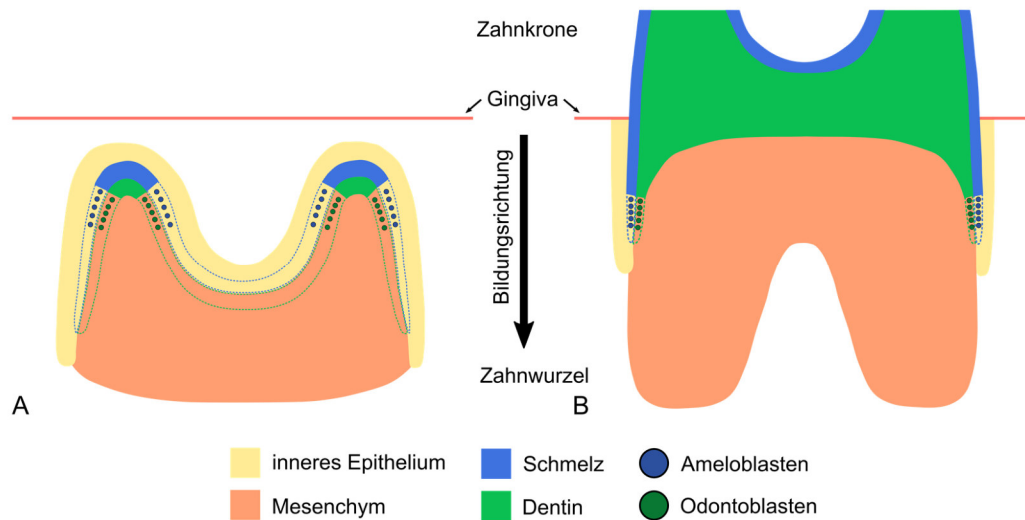


Muskelbelastung unverhältnismäßig groß wird (Koenigswald 1980). Daher stehen Schneidkanten immer leicht gewinkelt zur Kaurichtung und in Ober- und Unterkieferbezahnung gegensätzlich zueinander (Koenigswald 1980). Somit wird der Kontakt der Schneidkanten auf einen bestimmten Bereich begrenzt, der Zeitraum des Kontakts aber verlängert und die Belastung der Muskeln verringert (Koenigswald 1980). Anhand der Stellung der Schneidkanten lassen sich Rückschlüsse auf die Kieferbewegung während des Kauvorgangs ziehen (Rensberger 1973). Der Winkel, in dem die Schneidkanten in Ober- und Unterkieferbezahnung zueinanderstehen, kann je nach Morphologie variieren. Geradlinig verlaufende Schneidkanten stehen in einem kleineren Winkel zueinander als Schneidkanten, die einen gebogenen Verlauf über die Okklusalfäche aufweisen (Schmidt-Kittler 1984). Die Anordnung der Schneidkanten auf der Okklusalfäche eines Zahns spielt ebenfalls eine Rolle für die Funktionalität. Parallel zueinander verlaufende Schneidkanten, die im gleichen Abstand zueinander auf der Okklusalfäche verteilt sind, erzielen eine höher Funktionalität als in verschiedene Richtungen verteilte Schneidkanten (Schmidt-Kittler 2002).

### **2.3 Ontogenese von Schmelzinseln**

Bei der Zahnbildung sind im Wesentlichen zwei Gewebetypen beteiligt, das orale Epithelium und das Ektomesenchym (Ungar 2010). Aus dem inneren Epithelium entstehen Ameloblasten, aus dem Mesenchym Odontoblasten. Ameloblasten und Odontoblasten beginnen an der Grenze von Epithelium und Mesenchym (der späteren Schmelz-Dentin-Grenze) mit der Bildung von Schmelz bzw. Dentin und wandern langsam von der Zahnspitze in Richtung der späteren Zahnwurzel (Ungar 2010) (**Abb. 2-2**). Die Bildung von Schmelz und Dentin verläuft in zwei Phasen, wobei die vollständige Mineralisation erst zu einem späteren Zeitpunkt erfolgt (Ungar 2010). Da beide Materialien einen unterschiedlichen Grad an Mineralisation erfahren, ergibt sich ein deutlicher Härteunterschied von stärker mineralisiertem und damit härterem Schmelz und weniger stark mineralisiertem und dadurch weicherem Dentin (Ungar 2010).

Die spätere Struktur der Okklusalfäche, seien es einfache Höcker oder komplizierte Einfaltungen, wird durch entsprechende Einfaltungen des Gewebes an der Grenze von Epithelium und Mesenchym während der Zahnbildung gebildet (Ungar 2010). Die Strukturen der Krone müssen zum Zeitpunkt der Zahneruption nahezu vollständig mineralisiert sein, da nach der Eruption keine Mineralisation möglich ist (Janis & Fortelius

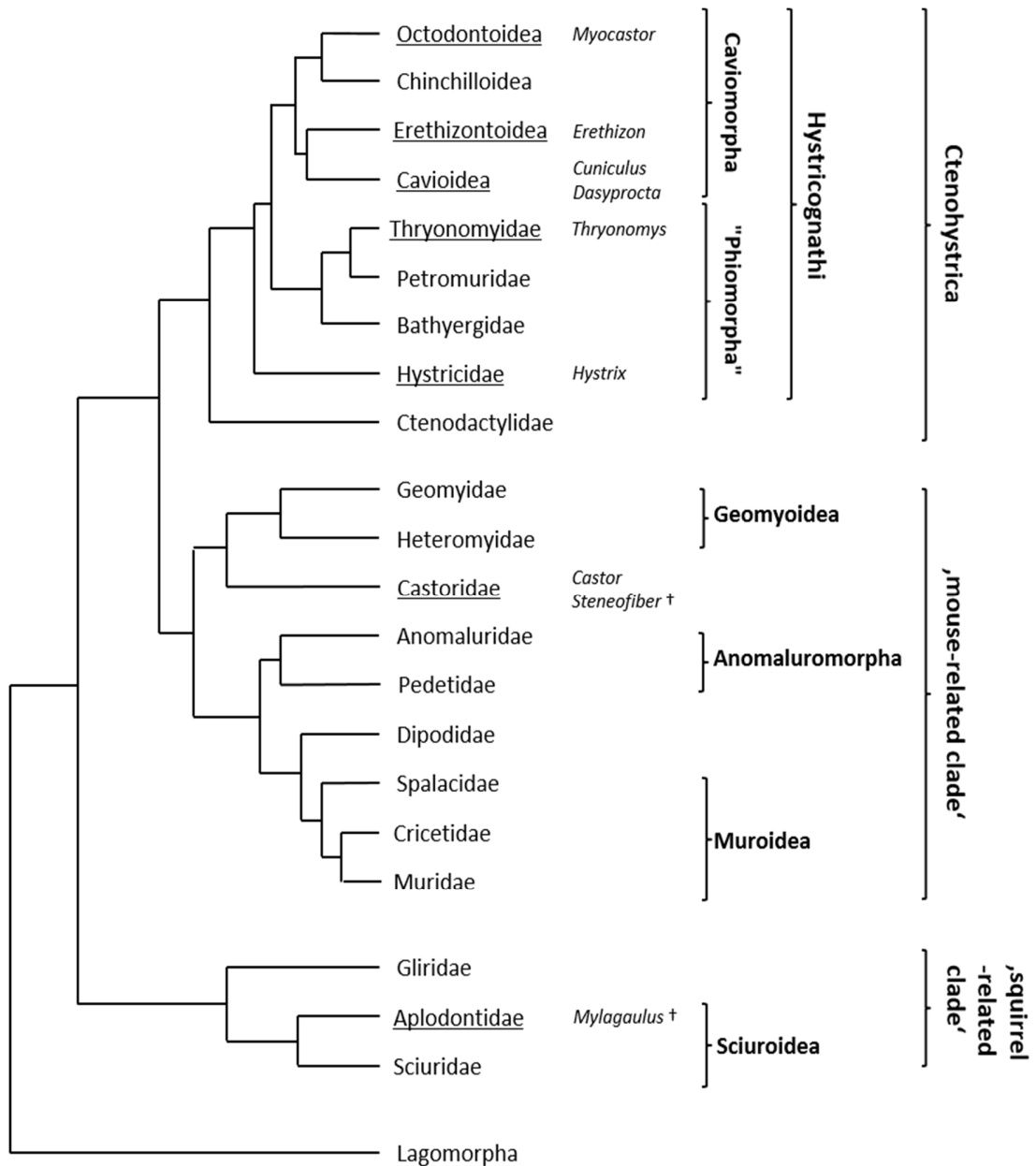


**Abb. 2-2:** Schematische Darstellung (Längsschnitt) der Bildung von Schmelz durch Ameloblasten und Dentin durch Odontoblasten aus dem inneren Epithelium bzw. dem Mesenchym im **A:** Zahnkeim; **B:** eruptierten Zahn.

1988). In hypsodonten und euhypsodonten Formen ist das Schmelzorgan ringförmig um die Kronenbasis ausgebildet und kann an dieser Stelle fortwährend Schmelz bilden, auch wenn der obere Teil des Zahns schon eruptiert und angekaut ist (Fortelius 1985, Janis & Fortelius 1988). Auf diese Weise können das äußere Schmelzband sowie Schmelzfalten zeitlebens gebildet werden (Koenigswald 2011). Strukturen wie Schmelzinseln müssen dagegen schon vor der Zahneruption vollständig gebildet sein, da sie, wenn der Zahn einmal angekaut ist, den Kontakt zum Schmelzorgan verlieren (Janis & Fortelius 1988, Koenigswald 2011). Dadurch wird die maximale Höhe der Schmelzinseln durch die Kieferhöhe limitiert (Koenigswald 2011).

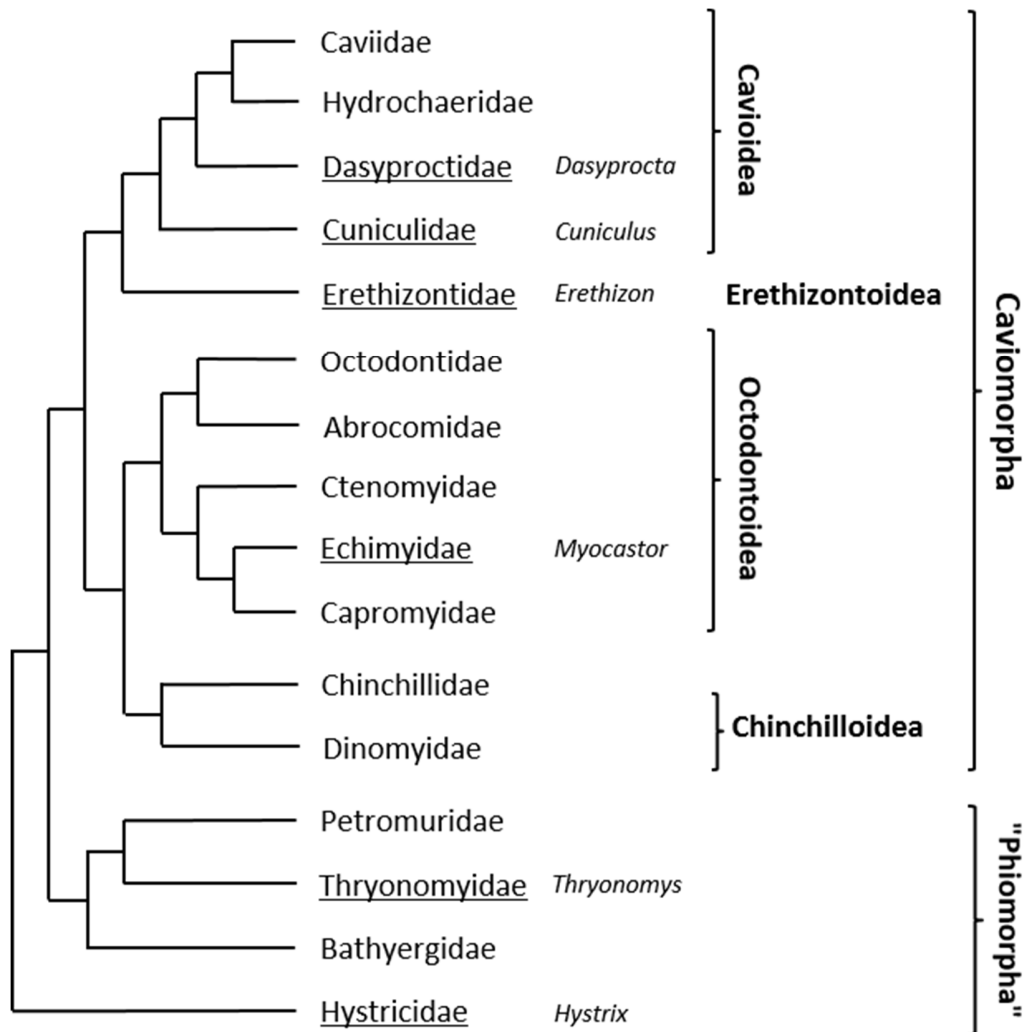
## 2.4 Phylogenie Rodentia

Die Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse der Rodentia ist seit vielen Jahren Gegenstand der Forschung. Erste Versuche der Gliederung, aufbauend auf dem Verlauf der Kaumuskulatur (Brandt 1855) oder der Winklung des Unterkiefers (Tullberg 1899), sind zur Klassifizierung der Rodentia nur bedingt geeignet. Weitere systematische Untersuchungen anhand von morphologischen Strukturen beziehen sich z.B. auf das Inzisivenschmelzmuster (Martin 1993) oder die Mittelohrregion (Lavocat & Parent 1985, Ruf et al. 2009). Die neueren Untersuchungen zu den Verwandtschaftsverhältnissen



**Abb. 2-3:** Verwandtschaftsverhältnisse der Rodentia mit den Lagomorpha als Außengruppe. Unterstrichen sind die Gruppen, aus denen Vertreter in dieser Arbeit untersucht wurden. Die aus diesen Gruppen untersuchten Gattungen sind namentlich aufgeführt. Phylogenie nach Blanga-Kanfi et al. 2009, für *Mylagaulus* Hopkins 2008. Zu beachten ist, dass nach dieser Phylogenie die Phiomorpha paraphyletisch werden, wenn die Hystricidae dazu gezählt werden. †: fossile Taxa.

basieren auf molekulargenetischen Daten (Nedbal et al. 1996, Huchon et al. 2000, 2002). Anhand dieser Daten werden die Rodentia in drei Großgruppen aufgeteilt, den ‚mouse-related clade‘, den ‚squirrel-related clade‘ und die Ctenohystrica (Huchon et al. 2002, Huchon et al. 2007, Montgelard et al. 2008 (hier bezeichnet als ‚mouse-like clade‘, Sciuromorpha, Hystricomorpha), Blanga-Kanfi et al. 2009) (**Abb. 2-3**). Wie die Namen



**Abb. 2-4:** Phylogenie der Hystricognathi. Unterstrichen sind die Gruppen, aus denen Vertreter in dieser Arbeit untersucht wurden. Die aus diesen Gruppen untersuchten Gattungen sind namentlich aufgeführt. Nach Huchon & Douzery 2001.

schon sagen, fallen in die erste Gruppe die Mausartigen während die zweite von den Hörnchen und den Schläfern gebildet wird. Die Ctenohystrica bestehen aus den Ctenodactylidae und den Hystricognathi (Huchon et al. 2000, Adkins et al. 2003, Blanga-Kanfi et al. 2009). Die Hystricognathi bestehen aus den altweltlichen Phiomorpha und den neuweltlichen Caviomorpha (Nedbal et al. 1994, Nedbal et al. 1996) (**Abb. 2-4**). Je nach Autor werden die Hystricidae (Altweltstachelschweine) als Schwestergruppe der Caviomorpha und Phiomorpha angesehen (Huchon & Douzery 2001, Huchon et al. 2002, Sallam et al. 2009), oder zu den Phiomorpha gestellt (Nedbal et al. 1994, Nedbal et al. 1996). Da die Hystricidae allerdings in den meisten molekulargenetisch basierenden Phylogenien als sehr basale Gruppe plotten und damit die Phiomorpha paraphyletisch

werden, sollten die Hystricidae von den Phiomorpha getrennt werden, so dass diese wieder eine monophyletische Gruppe bilden (Huchon & Douzery 2001, Sallam et al. 2009).

Die in dieser Arbeit untersuchten Gattungen sind in beiden Stammbäumen in **Abb. 2-3** & **Abb. 2-4** aufgeführt, um die hier gewonnenen Erkenntnisse auf einen systematischen Kontext hin zu überprüfen.

## 2.5 Zielsetzung

Schmelzinseln sind häufig in der Backenbezaehlung von hypsodonten herbivoren Säugetieren zu finden. Obwohl sie so häufig auftreten und unabhängig voneinander in den verschiedensten Gruppen vorkommen, ist über ihre Entstehung, ihre Morphologie über die gesamte Kronenhöhe und die Funktionalität wenig bekannt. Bisherige Arbeiten, die sich mit Schmelzinseln innerhalb der Rodentia beschäftigen, wie etwa von Hagmann (1907), Rusconi (1930, 1934), Hünemann (1966), van Weers (1993b) oder Caledo & Hopkins (2012b), beschränken sich rein auf die Morphologie weniger nah verwandter Taxa. Dabei wurde entweder eine große Menge an Material einer Art untersucht (z.B. van Weers 1990 für *Hystrix brachyura*, Caledo & Hopkins 2012b für Mylagauliden), oder die Bezaehlung eines Exemplars durch serielle Schnitte (Hünemann 1966 für *Castor* sp.) oder  $\mu$ CT (Suraprasit et al. 2011 für *Steneofiber siamensis*). Die Untersuchung einer großen Menge Material ergibt zwar einen guten Überblick über intraspezifische Variabilität, die Morphologie der Schmelzelemente (Schmelzfalten und Schmelzinseln) über die gesamte Kronenhöhe eines Individuums lässt sich damit allerdings nicht erfassen. Dies ist mittels serieller Schnittserien oder  $\mu$ CT zu erreichen, allerdings befassen sich die bisherigen Arbeiten immer nur mit wenigen Individuen einer einzigen Art. Zudem wird das Material durch die Erstellung von Schnittserien zerstört.

In dieser Arbeit wird zum ersten Mal sowohl die Morphologie als auch die Funktionalität von Schmelzinseln über die Ontogenese an einer größeren Datenmenge nicht näher verwandter Taxa aus allen drei Großgruppen der Rodentia untersucht, in denen das Muster aus Schmelzfalten und -inseln unabhängig voneinander entstanden ist. Aufgrund ihrer hohen Diversität und der mehrfachen konvergenten Entwicklung von Schmelzinseln (siehe restliches **Kapitel 2 Einleitung**) sind die Rodentia hervorragend für diese Untersuchung geeignet. Um Erkenntnisse über die Entstehung von Schmelzinseln sowie

ihre Morphologie über die Ontogenese zu erhalten, wird das Material mittels der zerstörungsfreien Methode der  $\mu$ CT gescannt.

Für die Untersuchung funktioneller Aspekte werden zum ersten Mal zwei verschiedene Methoden miteinander kombiniert: funktionelle Strukturdichte nach Schmidt-Kittler (1984) und Winkel der Schneidkanten in Bezug zur Kaurichtung (z.B. Herrmann 2002). Diese wurden mithilfe von künstlich erstellten zukünftigen hypothetischen Okklusalfächen auf die gesamte Kronenhöhe angewendet. Damit lassen sich die Änderungen der Funktionalität mit zunehmender Abkauung darstellen und der Einfluss der Morphologie der Schmelzinseln, wie etwa Aufspaltungen, auf die Kauleistung untersuchen.

Diese Arbeit erfolgt im Rahmen der DFG Forschergruppe 771 „Funktion und Leistungssteigerung in der Bezahnung von Säugetieren – phylogenetische und ontogenetische Einflüsse auf den Kauapparat“ und ist dort im Projekt A1 „Konstruktionsmorphologie und Kauflächen hypsodonter Zähne bei Herbivoren“ angesiedelt. Dieses Projekt ist aufgeteilt in zwei Bereiche, in denen die Bezahnung von Großsäugetieren (bearbeitet von Daniela Winkler vom Centrum für Naturkunde in Hamburg (Winkler 2015)) und Kleinsäugetieren, speziell Nagetieren (diese Arbeit) untersucht wird.

### 3 Material & Methoden

#### 3.1 Material

Es wurden verschiedene Vertreter der Rodentia untersucht, die alle eine hypsodonte Backenbezahnung aufweisen und ein Muster aus Schmelzfalten besitzen, die mit zunehmender Abkauung isoliert werden und Schmelzinseln bilden. Da dieser Morphotyp konvergent in verschiedenen Vertretern der drei Großgruppen entstanden ist, konnte aus jeder dieser Gruppen mindestens ein Taxon untersucht werden. So können Ähnlichkeiten aufgrund der Phylogenie ausgeschlossen und funktionelle Aspekte der Schmelzinseln hervorgehoben werden. Da das Muster aus Schmelzfalten und -inseln in den drei Großgruppen unterschiedlich häufig auftritt, konnte nicht von jeder Großgruppe gleich viele Vertreter untersucht werden. Es wurden Gattungen mit einem unterschiedlichen Grad an Hypsodontie gewählt, von mesodonten Taxa wie *Thryonomys* oder *Steneofiber*, hypsodonten wie etwa *Cuniculus*, *Dasyprocta* oder *Hystrix* bis hin zu *Castor*, der eine sehr stark ausgeprägte Hypsodontie aufweist. Da in der Literatur eine hohe Variabilität der Okklusalfäche von *Hystrix* und der fossilen Gattung *Mylagaulus* beschrieben wird, waren Vertreter dieser beiden Gattungen besonders interessant. *Mylagaulus* zeigt dazu ausschließlich Typ 1 Schmelzinseln, während bei den anderen Taxa die Schmelzinseln in der Regel aus Schmelzfalten hervorgehen.

Nach Möglichkeit wurde eine gesamte Zahnreihe aus dem Ober- sowie dem Unterkiefer verwendet. Die Kieferseite wurde nach dem Zustand des Materials gewählt; wenn möglich, wurde Ober- und Unterkiefer einer Seite untersucht. Das Material sollte eine vollständige, allerdings möglichst wenig angekaute Backenbezahnung aufweisen und vom Alter her etwa in IDAS 2 (juvenil) oder eventuell noch in IDAS 3 (adult) (nach Anders et al. 2011) eingeordnet werden können. Die Definition dieser Altersstadien lautet:

„IDAS 2 (juvenile) covers the period from the first facets on the first molar to the fully erupted permanent dentition; IDAS 3 (adult) covers the period from full eruption of the dentition until the loss of the “inner profile” of the first molar (i.e., the occlusal surface is free of interior enamel and the enamel rim is not broken down)” (Anders et al. 2011, S. 323). Um einen möglichst großen Einblick über die gesamte Kronenhöhe aller Zahnpositionen zu erhalten, sind vor allem ältere Exemplare aus dem Stadium IDAS 2 und jüngere Exemplare aus dem Stadium IDAS 3 für diese Arbeit interessant. Wenn möglich wurden Exemplare verwendet, bei denen der M3 eruptiert oder gerade erst eruptiert ist oder der vierte Prämolare gewechselt wird.

**Tab. 3-1:** Übersicht über die in dieser Arbeit untersuchten rezenten Arten. STIPB: Steinmann-Institut Bereich Paläontologie Bonn; ZMH: Zoologisches Museum Hamburg.

Familie	Art	Trivialname	Inventarnummer	Alter
Cuniculidae	<i>Cuniculus paca</i>	Flachland-Paka	ZMH 3572	IDAS 2
Dasyproctidae	<i>Dasyprocta azarae</i>	Azara-Aguti	ZMH 6121	IDAS 2
Dasyproctidae	<i>Dasyprocta leporina</i>	Goldaguti	STIPB M 1129	IDAS 3
Echimyidae	<i>Myocastor coypus</i>	Nutria	STIPB M 6257	IDAS 2
Echimyidae	<i>Myocastor coypus</i>	Nutria	STIPB M 1122	IDAS 3
Erethizontidae	<i>Erethizon dorsatum</i>	Nordamerikanischer Baumstachler	STIPB M 1128	IDAS 2
Thryonomyidae	<i>Thryonomys swinderianus</i>	Große Rohrratte	ZMH 4725	IDAS 2
Hystricidae	<i>Hystrix cristata</i>	Gewöhnliches Stachelschwein	STIPB M 1137	IDAS 2
Hystricidae	<i>Hystrix indica</i>	Weißschwanz-Stachelschwein	ZMH 7515	IDAS 2
Castoridae	<i>Castor canadensis</i>	Kanadischer Biber	STIPB M 3346	IDAS 2
Castoridae	<i>Castor fiber</i>	Europäischer Biber	STIPB MaÜ 2	IDAS 3

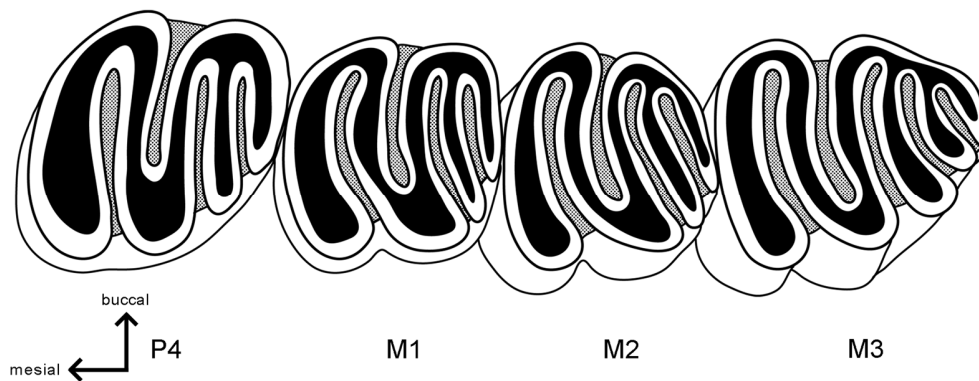
Die Auswahl nach Morphologie der Bezahnung, der systematischen Stellung (um alle Großgruppen zu erfassen), sowie der Verfügbarkeit geeigneter Abkaustadien ergab für diese Arbeit insgesamt sieben rezente Gattungen mit jeweils ein bis zwei Arten sowie zwei fossile Gattungen. Eine Liste der verwendeten rezenten Taxa findet sich in **Tab. 3-1**. Eine Übersicht über das verwendete fossile Material ist in **Tab. 3-2, Tab. 3-3 & Tab. 3-4** zu finden.

### 3.1.1 *Cuniculus*

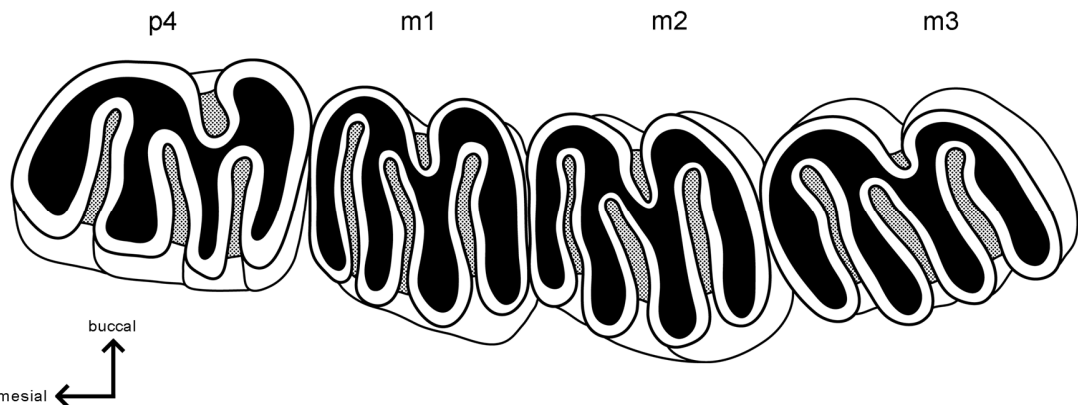
Die Gattung *Cuniculus* BRISSON, 1762 besteht rezent aus zwei Arten, dem Flachlandpaka (*C. paca* LINNAEUS, 1766) und dem Bergpaka (*C. taczanowskii* STOLZMANN, 1885) (Pérez 1992). Von *Cuniculus paca* sind mehrere Unterarten bekannt (Pérez 1992). *Cuniculus* wird in eine eigene Familie, die Cuniculidae gestellt (**Abb. 2-4**).

*Cuniculus paca* besitzt die Zahnformel 1 0 1 3 / 1 0 1 3 (Thenius 1989, Oliveira et al. 2006). Die Backenbezahnung ist tetralophodont, einzig der M3 zeigt ein pentalophodontes Muster (**Abb. 3-1**). In der Oberkieferbackenbezahnung liegen lingual drei, buccal ein Flexus vor. Im un- bis wenig angekauften Zustand zeigen die Flexus eine Verbindung zu der gegenüberliegenden Seite. Die Unterkieferbackenbezahnung ist ebenfalls tetralophodont, mit drei Flexiden lingual und einem buccal (**Abb. 3-2**). Mit





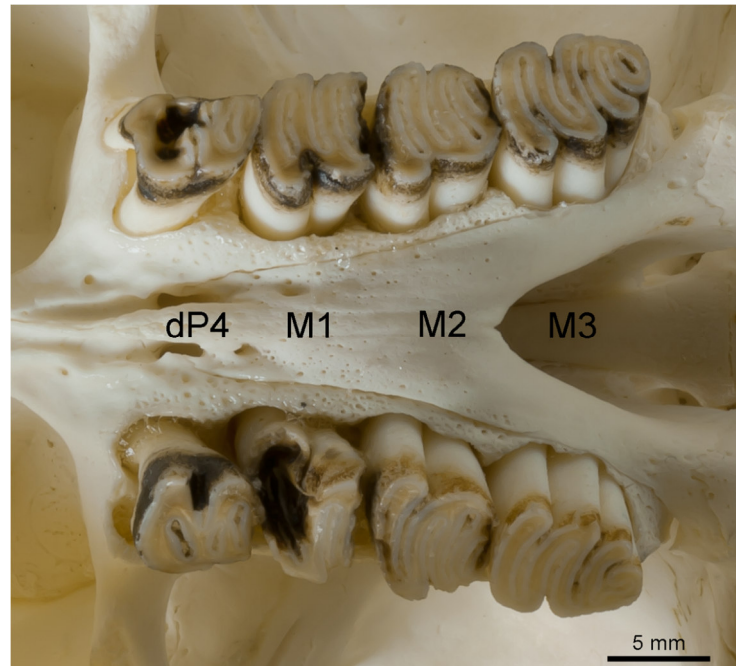
**Abb. 3-1:** Schematische Darstellung der Oberkieferbackenzahlung von *Cuniculus paca* in Okklusalansicht. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin; gepunktete Flächen: Zement.



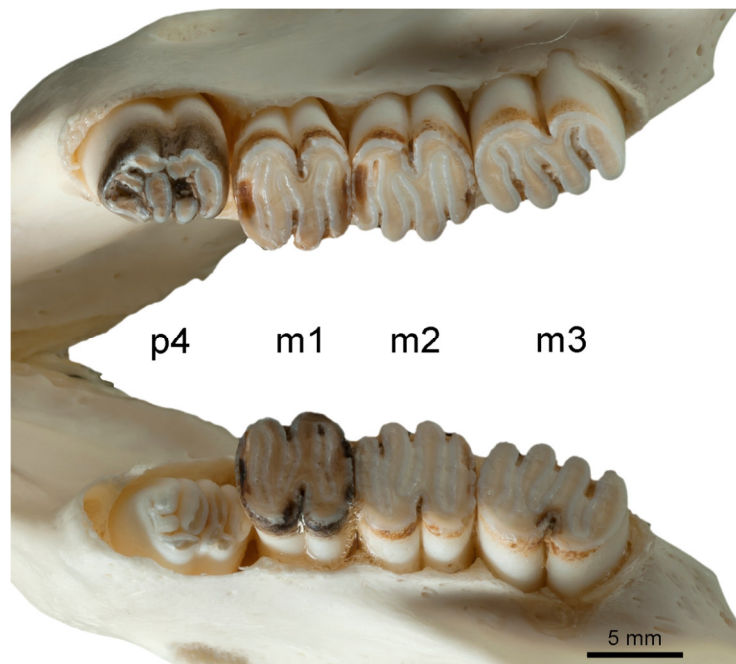
**Abb. 3-2:** Schematische Darstellung der Unterkieferbackenzahlung von *Cuniculus paca* in Okklusalansicht. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin; gepunktete Flächen: Zement.

zunehmender Abkautung werden die Flexus/Flexide isoliert und bilden Schmelzinseln aus. Die Molaren sind hypsodont und die Wurzeln nur klein ausgebildet (Hagmann 1907, Thenius 1989).

Bei dem hier untersuchten Exemplar ZMH 3572 *Cuniculus paca* handelt es sich um ein männliches Individuum. Das Material stammt ursprünglich aus dem Tierpark Hagenbeck in Hamburg. Im Oberkiefer liegen die Backenzahnpositionen dP4 – M3 vor (**Abb. 3-3**). Die dP4 sind stark heruntergekaut und unterhalb der dP4 sind die P4 schon zu erkennen. Im Unterkiefer fehlen die dp4, der rechte p4 ist schon durchgebrochen und in Benutzung, der linke p4 dagegen ist noch in Eruption (**Abb. 3-4**). Das Exemplar kann in IDAS 2 (juvenil) (Anders et al. 2011) eingeordnet werden. An den dP4 und M1 fallen größere Bereiche auf, die eine dunkle Färbung aufweisen und an denen Zahnschubstanz fehlt. Dabei könnte es sich um Kariesbefall handeln. Dies ist vor allem ausgeprägt im mesialen Bereich des linken dP4 und des rechten M1. Auch im Unterkiefer sind einige bräunliche



**Abb. 3-3:** Oberkieferbackenbezahnung von ZMH 3572 *Cuniculus paca*. Ansicht von okklusal, mesial ist links. Foto: Georg Oleschinski.



**Abb. 3-4:** Unterkieferbackenbezahnung von ZMH 3572 *Cuniculus paca*. Ansicht von okklusal, mesial ist links. Foto: Georg Oleschinski.

Stellen zu finden, bei denen Zahnschmelz zu fehlen scheint, dies ist allerdings deutlich geringer ausgeprägt als im Oberkiefer. Da der Befall nur einzelne Bereiche betrifft und

zumindest eine Zahnposition aus einer Kieferhälfte immer fast vollständig vorliegt, kann dieses Exemplar trotzdem in die Studie einbezogen werden.

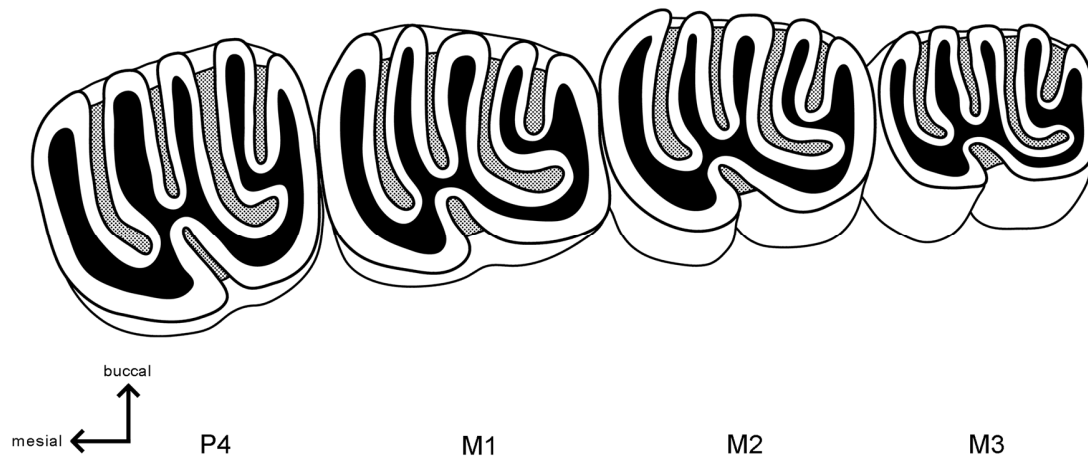
### 3.1.2 *Dasyprocta*

Die Agutis (*Dasyprocta* ILLIGER, 1811) bilden zusammen mit den Acouchis (*Myoprocta* THOMAS, 1903) die Familie Dasyproctidae (Wood, 1955, Rowe & Honeycutt 2002, Woods & Kilpatrick 2005) (**Abb. 2-4**). Rezent sind elf Arten der Gattung *Dasyprocta* bekannt, von denen einige in verschiedene Unterarten aufgeteilt werden (Woods & Kilpatrick 2005). Die Zahnformel von *Dasyprocta* lautet  $1\ 0\ 1\ 3 / 1\ 0\ 1\ 3$  (Thenius 1989, Oliveira et al. 2012). Sowohl die Ober- als auch die Unterkieferbackenzähne sind pentalophodont (Thenius 1989). Dabei befindet sich der einzelne Flexus der oberen Backenbezahnung auf der lingualen Seite, während im Unterkiefer das einzelne Flexid buccal gelegen ist (**Abb. 3-5 & Abb. 3-6**). Das vollständige Muster wird allerdings erst mit zunehmender Abkautung deutlich. Im un- und wenig angekauten Zustand sind mehrere Schmelzfalten miteinander verbunden und verändern so das Erscheinungsbild der Oberfläche. Mit fortschreitender Abnutzung werden die auf der Okklusalfäche befindlichen Schmelzfalten isoliert und bilden Schmelzinseln. Die Molaren sind hypsodont und weisen eine schwache Bewurzelung auf (Thenius 1989).

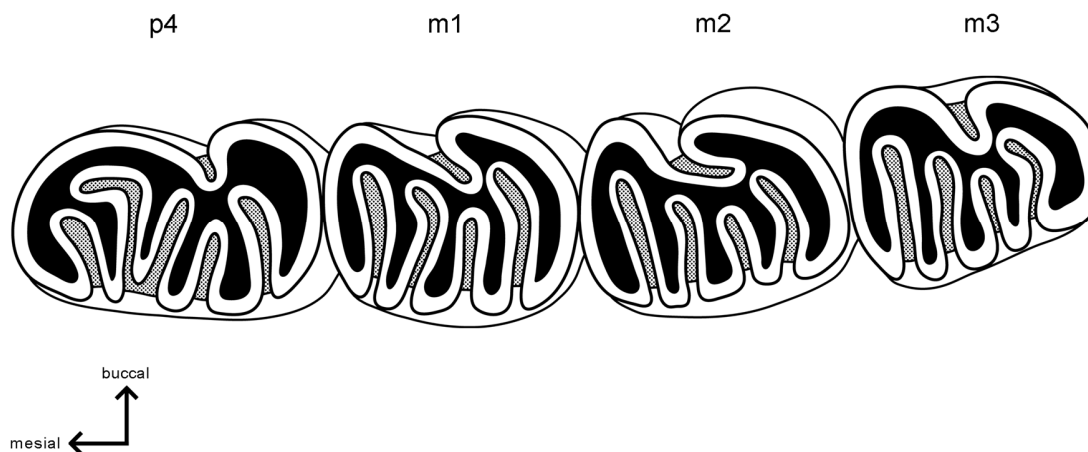
Von der Gattung *Dasyprocta* wurden zwei verschiedene Exemplare untersucht, eines davon gehört zu der Unterart *Dasyprocta azarae paraguayensis* (Azara-Aguti), das andere ist als *Dasyprocta aguti* (Goldaguti) bestimmt. Nach Woods & Kilpatrick (2005) gibt es keine Unterart von *Dasyprocta azarae*, daher wird im weiteren Verlauf der Arbeit nur von *Dasyprocta azarae* gesprochen. Das Synonym *Dasyprocta aguti* wird durch *Dasyprocta leporina* ersetzt (Woods & Kilpatrick 2005).

Das untersuchte Exemplar ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* wurde in Campo Viera in Argentinien gefunden, daher kann davon ausgegangen werden, dass es sich um ein Wildtier handelt. Das Geschlecht ist nicht bekannt.

In dem hier untersuchte Exemplar ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* liegen sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer vier Zahnpositionen vor (**Abb. 3-7 & Abb. 3-8**). Die dP4/dp4, M1/m1 und M2/m2 sind angekaut, die M3/m3 sind schon eruptiert, zeigen aber noch keine Abnutzungsspuren. Damit kann das Exemplar ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* in IDAS 2 (juvenil) eingeteilt werden (Anders et al. 2011).

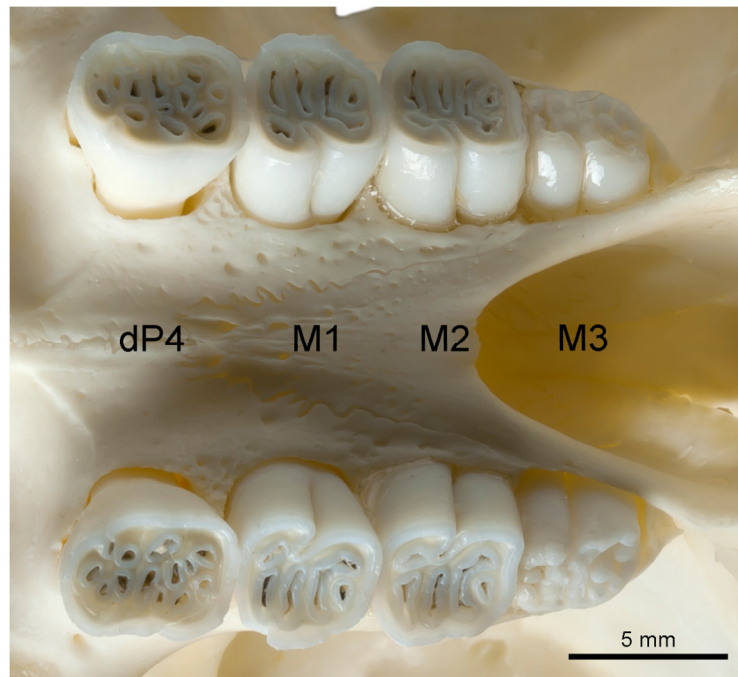


**Abb. 3-5:** Schematische Darstellung der Oberkieferbackenbezahnung von *Dasyprocta azarae* in Okklusalansicht. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin; gepunktete Flächen: Zement.

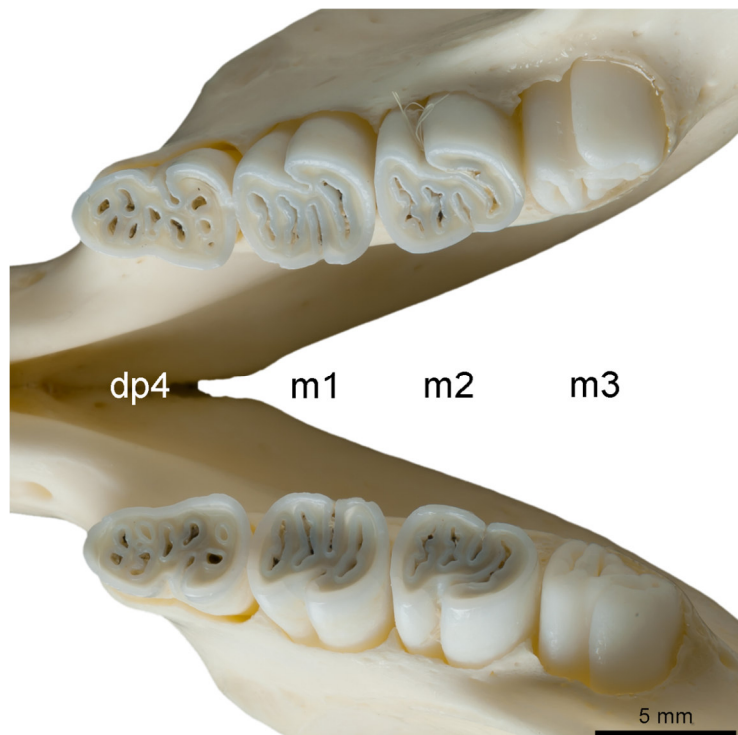


**Abb. 3-6:** Schematische Darstellung der Unterkieferbackenbezahnung von *Dasyprocta azarae* in Okklusalansicht. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin; gepunktete Flächen: Zement.

Das Exemplar STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* besitzt keine Angaben zum Geschlecht, der Fundpunkt wird als unbekannt angegeben. In Ober- und Unterkiefer ist die komplette Backenbezahnung eruptiert und in Funktion (**Abb. 3-9 & Abb. 3-10**). Daher kann das Exemplar in IDAS 3 (adult) eingeordnet werden (Anders et al. 2011).

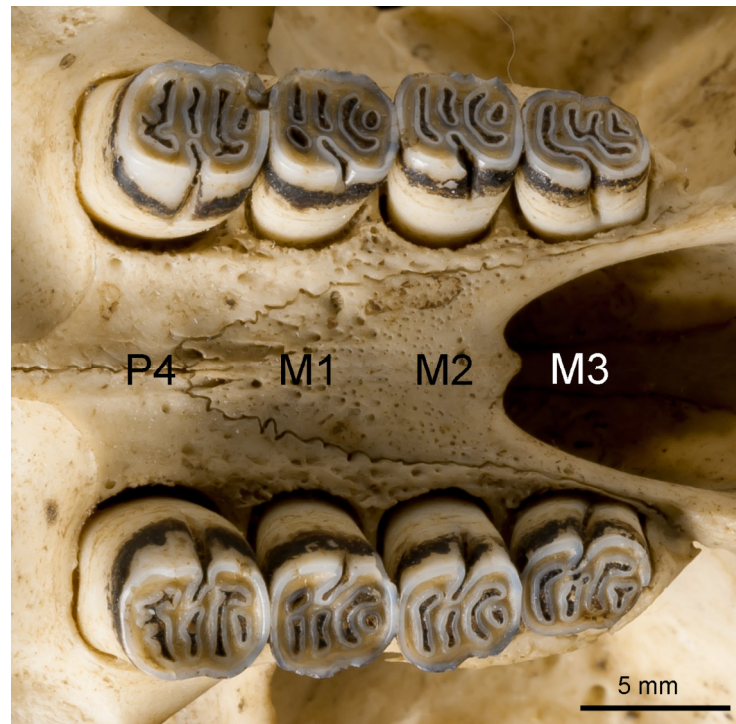


**Abb. 3-7:** Obere Backenbezahnung von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*. Ansicht von okklusal, mesial ist links. Foto: Georg Oleschinski.

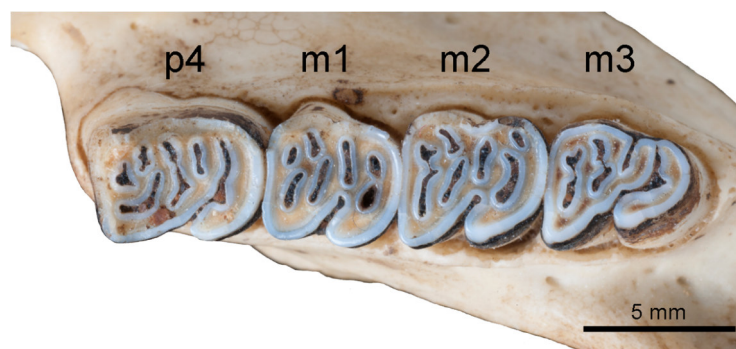


**Abb. 3-8:** Untere Backenbezahnung von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*. Ansicht von okklusal, mesial ist links. Foto: Georg Oleschinski.





**Abb. 3-9:** Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* in okklusaler Ansicht. Mesial ist links. Foto: Georg Oleschinski.



**Abb. 3-10:** Linke untere Backenbezahnung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* in okklusaler Ansicht. Mesial ist links, buccal unten. Foto: Georg Oleschinski.

### 3.1.3 *Myocastor*

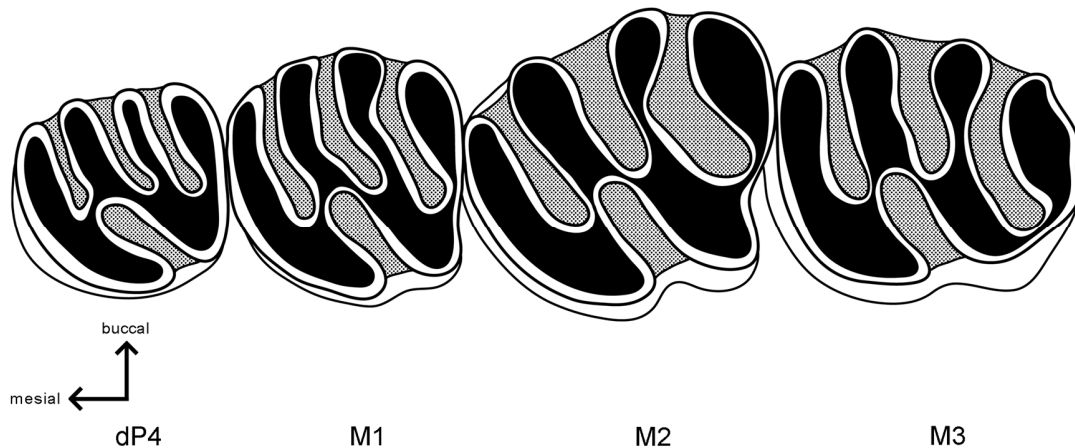
*Myocastor coypus* MOLINA, 1782 (Nutria oder Coypu) ist der einzige rezente Vertreter der Gattung *Myocastor* KERR, 1792. Es sind vier Unterarten von *Myocastor coypus* bekannt (Woods et al. 1992).

Die genauen verwandtschaftlichen Verhältnisse von *Myocastor coypus* sind noch nicht geklärt. Sicher ist jedoch die Zugehörigkeit zu den Octodontoidea und damit zu den Caviomorpha (Huchon & Douzery 2001). Je nach Autor werden sie auf Grundlage

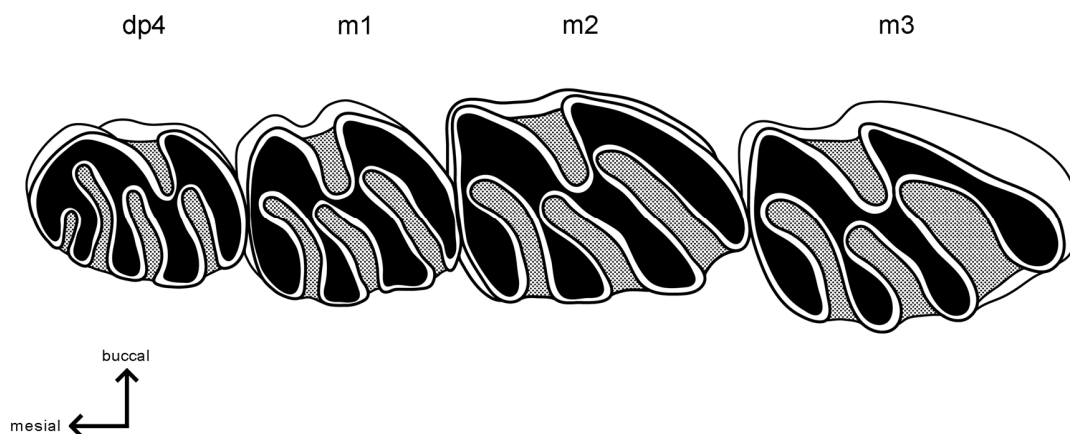
morphologischer Merkmale als eigene Familie angesehen (Myocastoridae) (Woods & Howland 1979) oder zu den Capromyidae (Simpson 1945, Wood 1955) bzw. den Echimyidae (Patterson & Wood 1982, Carvalho & Salles 2004) gestellt. Molekulargenetische Untersuchungen zeigen die Echimyidae und die Myocastoridae als Schwestergruppen (Nedbal et al. 1994, Honeycutt et al. 2003) oder *Myocastor coypus* als zu den Echimyidae gehörig (Huchon & Douzery 2001, Galewski et al. 2005). Letzteres ist wahrscheinlicher, da in den Arbeiten von Nedbal et al. (1994) und Honeycutt et al. (2003) nur ein Vertreter der Echimyidae verwendet wurde, so dass sich automatisch ein Schwestergruppenverhältnis zu *Myocastor coypus* ergibt, wenn von eigenständigen Familien ausgegangen wird. In den Arbeiten, in denen allerdings mehrere Echimyidae untersucht wurden (Huchon & Douzery 2001, Galewski et al. 2005), plottet *Myocastor coypus* zwischen diesen Arten, so dass davon ausgegangen werden kann, dass *Myocastor coypus* zu der Familie der Echimyidae gehört (**Abb. 2-4**).

*Myocastor coypus* weist im Backenzahngebiss einen Prämolaren und drei Molaren auf. Der Prämolare wird nicht gewechselt, sondern die dP4/dp4 bleiben zeitlebens erhalten (Ungar 2010). Somit lautet die Zahnformel für *Myocastor coypus* 1 0 1 3 / 1 0 1 3 (Ungar 2010). *Myocastor coypus* zeigt ein tetralophodontes Muster (Kerber et al. 2014). Im Oberkiefer ist die Verteilung der vier Flexus umstritten, je nach Autor befinden sich zwei Flexus lingual und zwei buccal (Woods et al. 1992) oder ein Flexus lingual und drei buccal (z.B. Stehlin & Schaub 1950, Patterson & Pascual 1968, Kerber et al. 2014) (**Abb. 3-11**). Letzteres entspricht dem Zustand, der auch bei anderen penta- oder tetralophodonten Formen auftritt, mit einem einzelnen Flexus auf der einen (im Oberkiefer meist lingual) und den restlichen Flexus auf der gegenüberliegenden Seite. Die Unterscheidung, ob es sich bei *Myocastor coypus* um buccale oder um linguale Flexus handelt, wird durch den Umstand erschwert, dass der distal liegende Flexus im unangekauften Zustand quer über die gesamte Zahnfläche reicht und Öffnungen nach lingual wie nach buccal aufweist. Mit fortschreitender Abkautung verschwindet zuerst die Verbindung zum äußeren Schmelzband an der buccalen Seite, so dass sich zu diesem Zeitpunkt zwei Flexus lingual und zwei buccal befinden (Rusconi 1930).

Im Unterkiefer liegen drei Flexide lingual, ein einzelnes Flexid befindet sich buccal (**Abb. 3-12**). Eine Ausnahme bildet der dp4, bei dem sich mesial ein zusätzliches Flexid befindet (Patterson & Pascual 1968). Mit zunehmender Abkautung werden diese Einfaltungen isoliert und bilden Fossetten im Ober- und Fossettide im Unterkiefer. Die Backenbezahnung ist hypsodont und schwach bewurzelt (Thenius 1989).



**Abb. 3-11:** Schematische Darstellung der Oberkieferbackenbezahnung von *Myocastor coypus* in Okklusalansicht. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin; gepunktete Flächen: Zement.

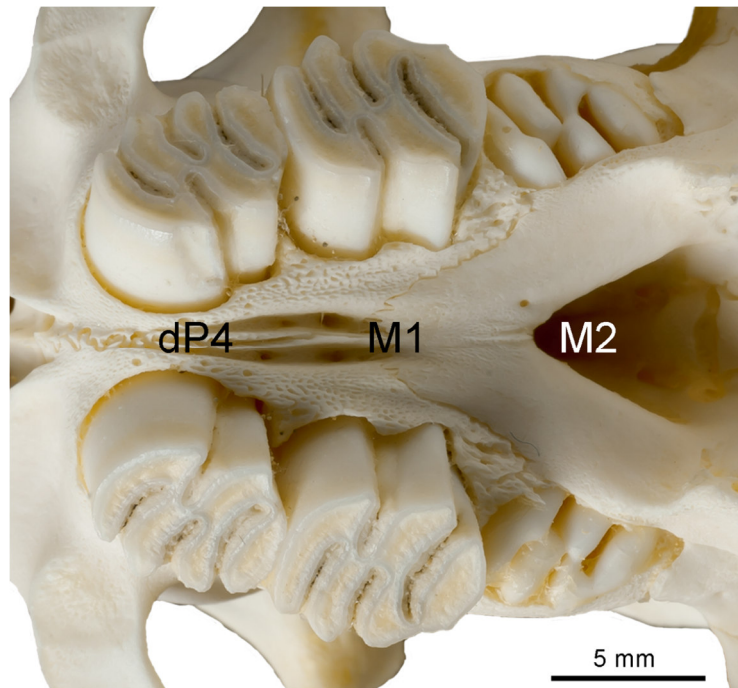


**Abb. 3-12:** Schematische Darstellung der Unterkieferbackenbezahnung von *Myocastor coypus* in Okklusalansicht. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin; gepunktete Flächen: Zement.

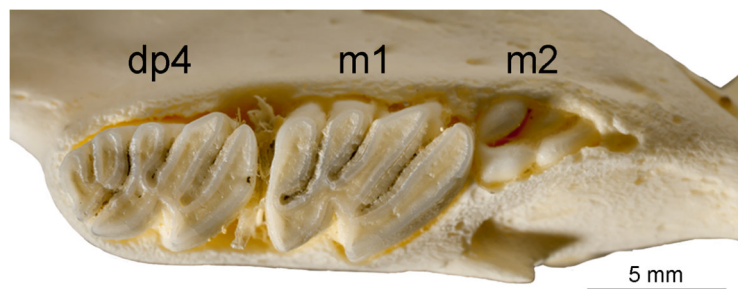
Da die Milchprämolaren von *Myocastor coypus* zeitlebens erhalten bleiben (Ungar 2010), sind die dP4/dp4 sehr weit heruntergekaut, wenn die M3/m3 eruptieren. Um trotzdem einen möglichst vollständigen Überblick über die Morphologie der gesamten Zahnhöhe zu erhalten, wurden von *Myocastor coypus* zwei Individuen in unterschiedlichen Altersstadien untersucht (STIPB M 6257 & STIPB M 1122).

Herkunft und Geschlecht des Exemplars STIPB M 6257 sind nicht bekannt. Der dP4/dp4 und M1/m1 liegen vor und sind angekaut, der M2/m2 ist noch nicht eruptiert (**Abb. 3-13 & Abb. 3-14**). Nach Anders et al. (2011) kann das Individuum in IDAS 2 (juvenil) eingeordnet werden.



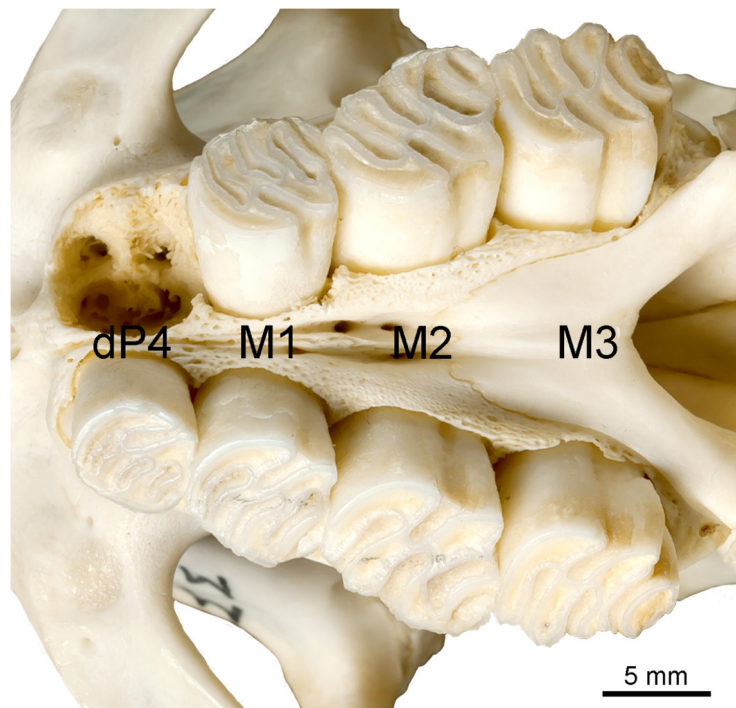


**Abb. 3-13:** Oberkieferbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus*. Ansicht von okklusal, mesial ist links. Foto: Georg Oleschinski.

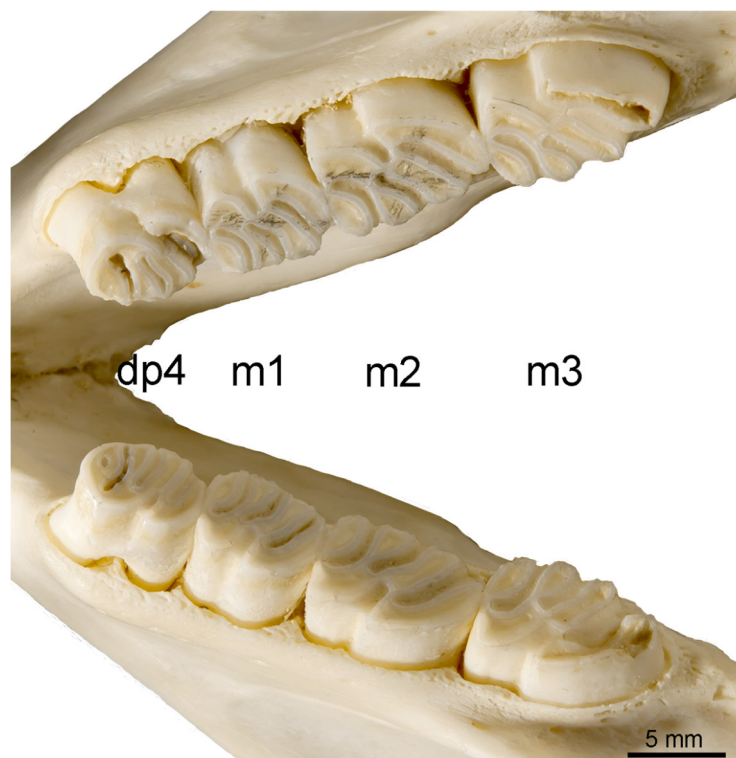


**Abb. 3-14:** Linke Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus*. Ansicht von okklusal, mesial ist links, buccal unten. Foto: Georg Oleschinski.

Das Exemplar STIPB M 1122 stammt aus einer Zucht auf der Schwäbischen Alb; das Geschlecht ist nicht angegeben. Es liegen sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer dP4/dp4 – M3/m3 vor (**Abb. 3-15 & Abb. 3-16**). Der linke dP4 fehlt; die vorliegende Alveole lässt auf einen postmortalen Verlust schließen. Alle Zahnpositionen sind angekauert und befinden sich vollständig in Benutzung. Aufgrund der vorliegenden Zahnpositionen wird das Individuum STIPB M 1122 *Myocastor coypus* als adult angesehen und nach Anders et al. (2011) in IDAS 3 eingeteilt. Dieses Stadium deckt den Bereich der vollständig eruptierten bleibenden Bezahnung bis hin zum Verlust der Okklusalfäche des ersten Molaren ab (Anders et al. 2011). Bei *Myocastor coypus* ist dies mit Eruption des M3/m3 der Fall.



**Abb. 3-15:** Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus*. Ansicht von okklusal, mesial ist links. Foto: Georg Oleschinski.



**Abb. 3-16:** Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus*. Ansicht von okklusal, mesial ist links. Foto: Georg Oleschinski.

### 3.1.4 *Erethizon*

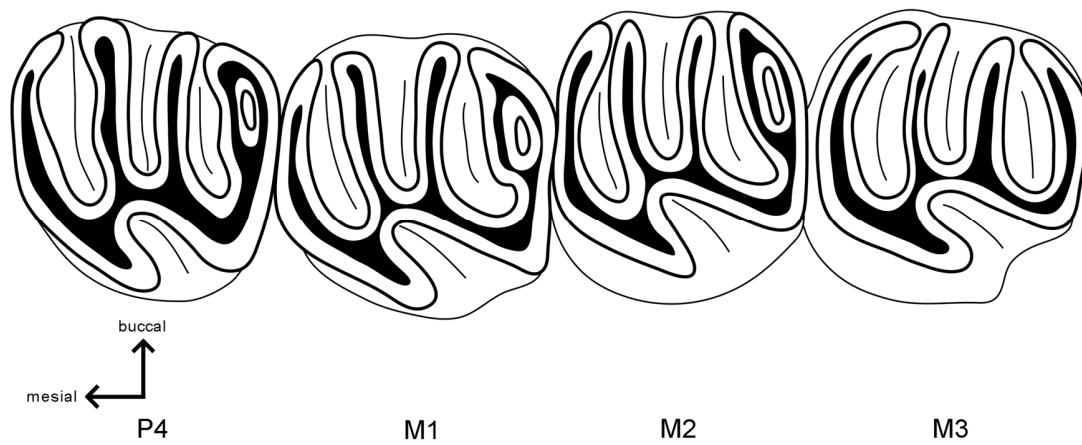
*Erethizon* F. CUVIER, 1822 (Urson oder Nordamerikanischer Baumstachler) wird in eine eigene Familie, die Erethizontidae, gestellt (**Abb. 2-4**). Die Erethizontidae sind Teil der Caviomorpha und damit der Hystricognathi (Nedbal et al. 1994, Huchon et al. 2000, Blanga-Kanfi et al. 2009). Rezent sind fünf Gattungen innerhalb der Erethizontidae bekannt (Woods & Kilpatrick 2005). Die Gattung *Erethizon* ist dabei nur mit einer einzigen rezenten Art (*Erethizon dorsatum* LINNAEUS, 1758) sowie sieben Unterarten vertreten (Woods 1973, Woods & Kilpatrick 2005).

Die Zahnformel von *Erethizon dorsatum* beträgt  $1\ 0\ 1\ 3 / 1\ 0\ 1\ 3$  (Woods 1973). Prämolare und Molaren des Oberkiefers sind pentalophodont, die im Unterkiefer tetralophodont ausgebildet (Thenius 1989). Dabei befinden sich im Oberkiefer buccal drei Flexus sowie eine Fossette im distalen Bereich, lingual ist ein Flexus zu finden (**Abb. 3-17**). Im Unterkiefer befindet sich ein Flexid buccal und drei lingual (**Abb. 3-18**). Aufgrund der nicht stark ausgeprägten Fossette im Oberkiefer entsteht sehr früh mit zunehmender Abkautung ein tetralophodontes Muster.

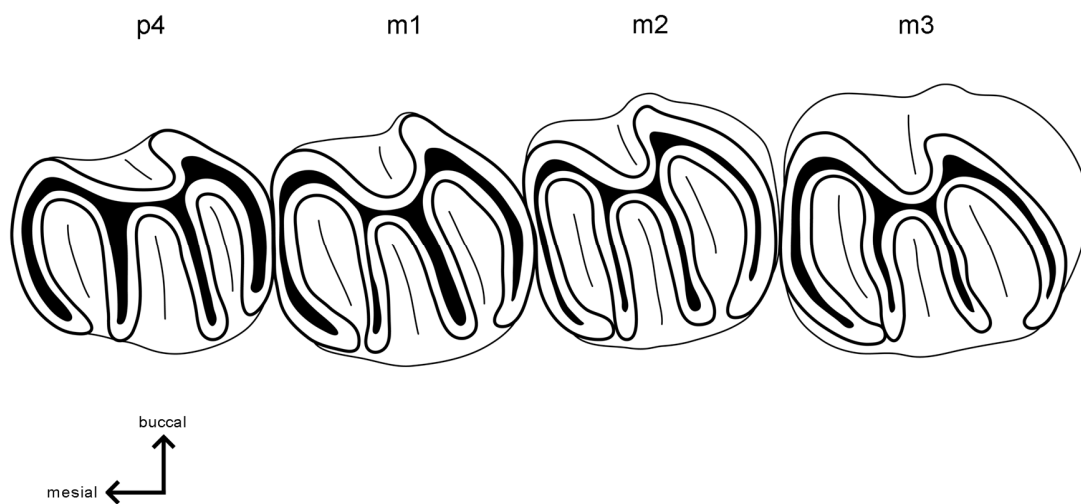
Die Backenbezahnung ist mesodont und bildet deutliche Wurzeln aus (Thenius 1989).

Bei dem hier untersuchten Exemplar STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* handelt es sich um ein Wildtier aus dem Yellowstone National Park, USA. Das Geschlecht ist nicht bekannt.

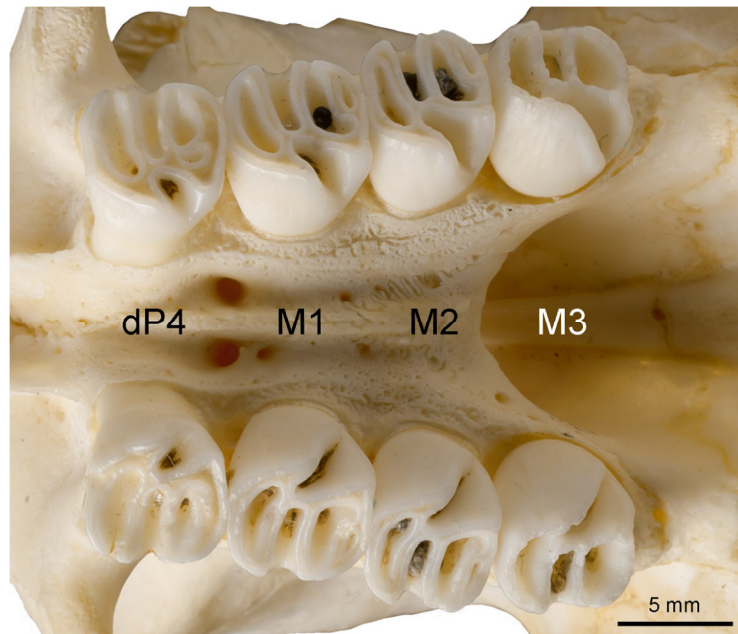
Sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer sind vier Zahnpositionen der Backenbezahnung eruptiert (**Abb. 3-19 & Abb. 3-20**). Die dP4/dp4 – M2/m2 sind angekaut. Die M3/m3 befindet sich bereits auf einer Höhe mit der übrigen Backenbezahnung und zeigt die ersten Anzeichen für eine beginnende Abnutzung. Die P4/p4 sind unter den dP4/dp4 noch nicht angelegt. Daher kann das Exemplar nach Anders et al. (2011) in IDAS 2 (juvenil) eingeteilt werden.



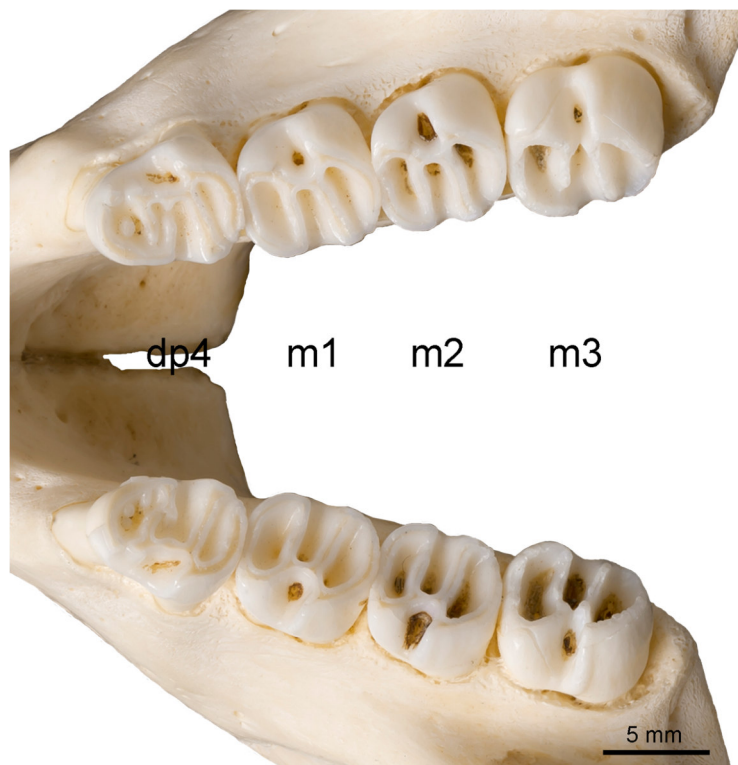
**Abb. 3-17:** Schematische Darstellung der Oberkieferbackenbezahnung von *Erethizon dorsatum* in Okklusalanischt. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin.



**Abb. 3-18:** Schematische Darstellung der Unterkieferbackenbezahnung von *Erethizon dorsatum* in Okklusalanischt. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin.



**Abb. 3-19:** Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum*. Ansicht von okklusal, mesial ist links. Foto: Georg Oleschinski.



**Abb. 3-20:** Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum*. Ansicht von okklusal, mesial ist links. Foto: Georg Oleschinski.

### 3.1.5 *Thryonomys*

Von *Thryonomys* FITZINGER, 1867 (Rohrratte) sind zwei Arten bekannt, *Thryonomys swinderianus* TEMMINCK, 1827 (Große Rohrratte) und *Thryonomys gregorianus* THOMAS, 1894 (Kleine Rohrratte). Zusammen bilden sie die Familie Thryonomyidae (Woods & Kilpatrick 2005) (**Abb. 2-3 & Abb. 2-4**).

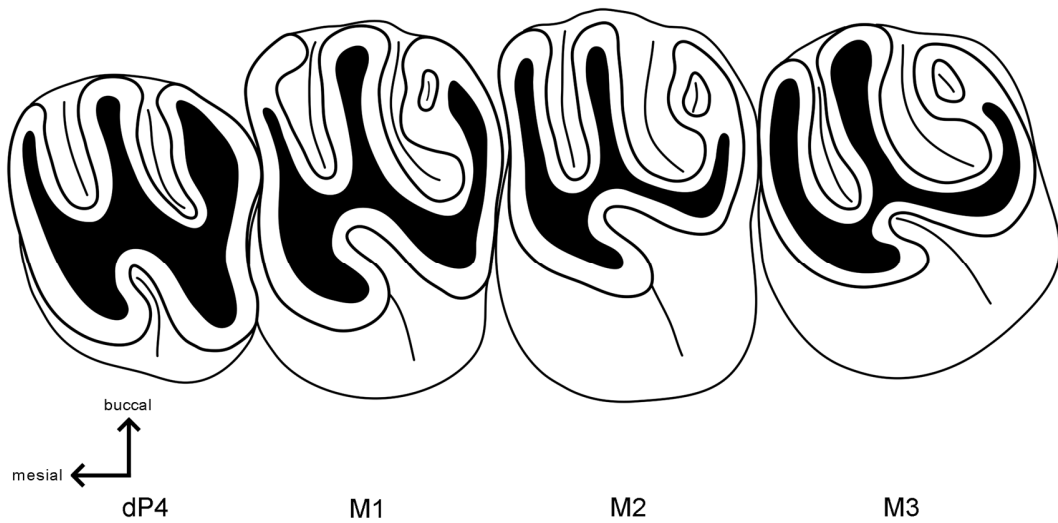
Neben den Inzisiven liegen sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer vier Zahnpositionen vor. Die dP4/dp4 bleiben zeitlebens erhalten und werden nicht gewechselt (Ungar 2010). Damit ergibt sich eine Zahnformel von  $1\ 0\ 1\ 3 / 1\ 0\ 1\ 3$  (Ungar 2010). Die obere Backenbezahnung ist tetralophodont, die untere trilophodont (Wood 1962, Thenius 1989) (**Abb. 3-21 & Abb. 3-22**). Der dp4 dagegen zeigt im unangekauften Zustand ein tetralophodontes Muster (Wood 1962) (**Abb. 3-22**). Die Oberkieferbackenzähne weisen buccal je zwei Flexus sowie eine Fossette auf. Lingual liegt ein Flexus vor. In der unteren Backenbezahnung ist das einzelne Flexid buccal, die anderen zwei lingual gelegen. In dem dp4 ist mesial zusätzlich ein Flexid vorhanden, so dass hier lingual drei Flexide vorliegen.

Die Backenbezahnung ist mesodont und bildet deutliche Wurzeln aus. Die Kronenhöhe ist dabei unterschiedlich ausgeprägt. Während in der oberen Backenbezahnung die linguale Seite höher ausgeprägt ist, weist im Unterkiefer die buccale Seite der Backenbezahnung eine stärkere Hypsodontie auf (Wood 1962).

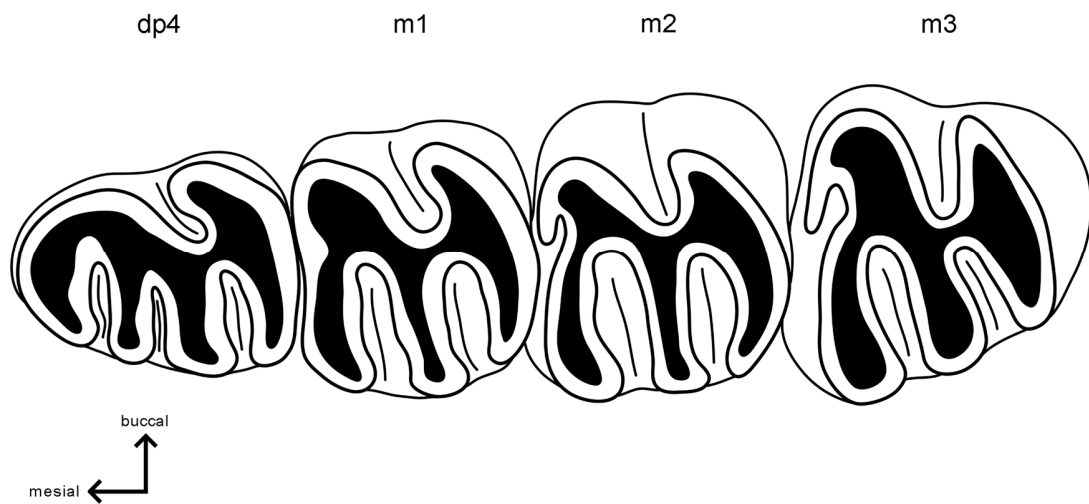
Das hier untersuchte Exemplar ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* ist ein Weibchen und vermutlich ein Wildtier, da als Fundort Angola angegeben ist.

Sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer sind vier Backenzähne vorhanden (**Abb. 3-23 & Abb. 3-24**). Die dP4/dp4, M1/m1 und M2/m2 sind angekauft. Die M3/m3 sind eruptiert, zeigen aber noch keine Abnutzungsspuren. Damit kann das Exemplar nach Anders et al. (2011) in IDAS 2 (juvenil) eingeteilt werden.

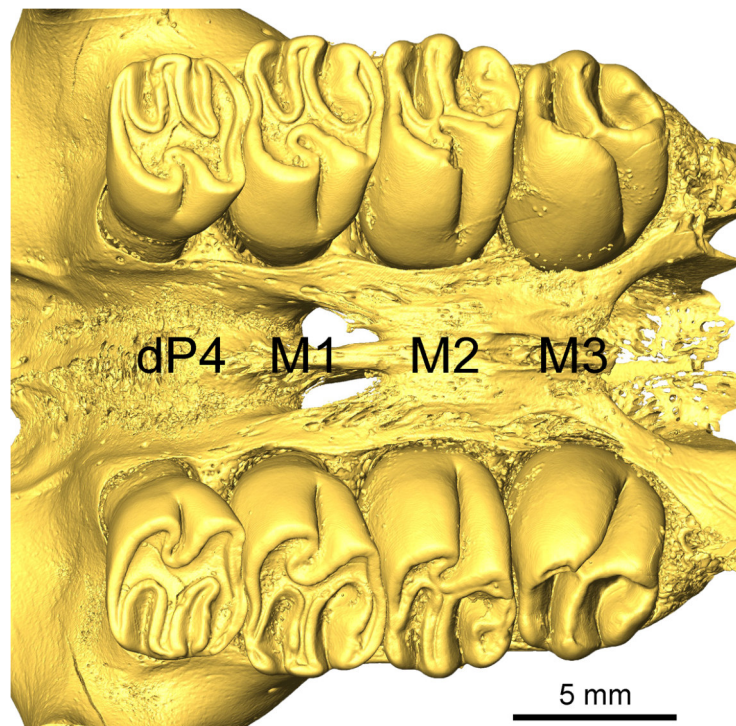




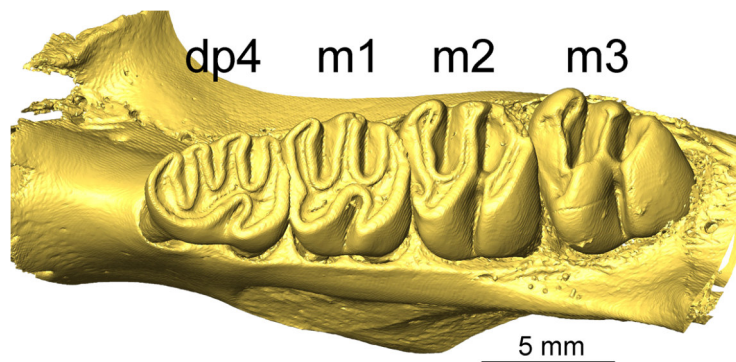
**Abb. 3-21:** Schematische Darstellung der Oberkieferbackenbezahnung von *Thryonomys swinderianus* in Okklusalan­sicht. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin.



**Abb. 3-22:** Schematische Darstellung der Unterkieferbackenbezahnung von *Thryonomys swinderianus* in Okklusalan­sicht. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin.



**Abb. 3-23:** Oberkieferbackenbezahnung von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus*. Ansicht von okklusal, mesial ist links. 3D-Rekonstruktion aus dem  $\mu$ CT-Scan.



**Abb. 3-24:** Linke Unterkieferbackenbezahnung von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus*. Ansicht von okklusal, mesial ist links, buccal unten. 3D-Rekonstruktion aus dem  $\mu$ CT-Scan.

### 3.1.6 *Hystrix*

Die Gattung *Hystrix* LINNAEUS, 1758 (eigentliche Stachelschweine) gehört zur Familie der Hystricidae (Altweltstachelschweine) (**Abb. 2-3 & Abb. 2-4**), zusammen mit zwei weiteren Gattungen, *Trichys* GÜNTHER, 1876 und *Atherurus* F. CUVIER, 1829 (van Weers 2005, Woods & Kilpatrick 2005). Rezent sind acht Arten von *Hystrix* bekannt (Woods & Kilpatrick 2005), die wiederum in drei „Untergattungen“ unterteilt werden (*Hystrix*

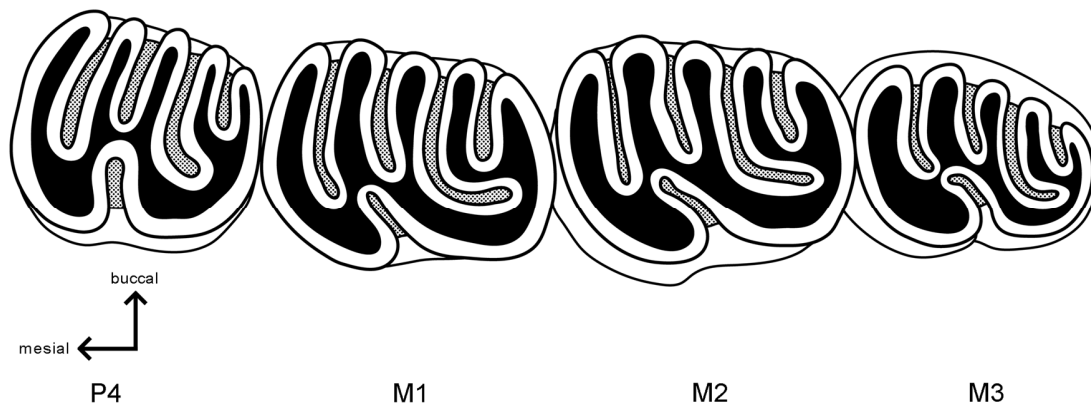


LINNAEUS, 1758, *Acanthion* F. CUVIER, 1823 und *Thecurus* LYON, 1907 (Woods & Kilpatrick 2005, Barthelmess 2006).

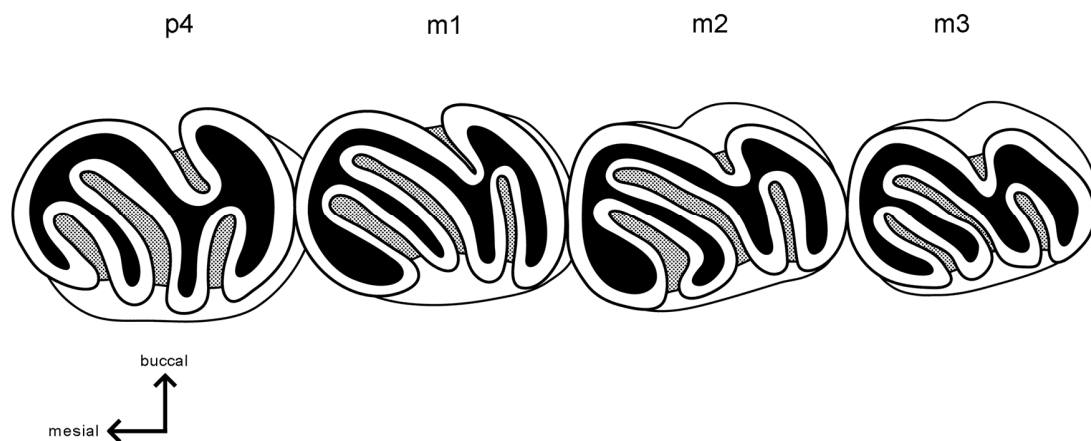
Das Gebiss von *Hystrix* besteht, neben den immer wachsenden Schneidezähnen, aus drei Molaren und einem Prämolaren. Die Milchprämolaren bleiben lange erhalten, bevor sie gewechselt werden. Damit beträgt die Zahnformel von *Hystrix* 1 0 1 3 / 1 0 1 3 (Thenius 1989). Die Backenbezahnung zeigt ein Muster aus Flexus/Flexiden, die mit zunehmender Abkauung isoliert werden. Die oberen Molaren zeigen ein pentalophodontes Muster (**Abb. 3-25**), die unteren sind dagegen tetralophodont (**Abb. 3-26**) (Thenius 1989). Dabei liegen in der Oberkieferbackenbezahnung vier Flexus buccal und einer lingual, während im Unterkiefer das einzelne Flexid buccal und drei lingual liegen. Das pentalophodonte Muster des Oberkiefers ist gerade in un- bis wenig angekauften Exemplaren schwer zu erkennen, so dass die Anzahl der buccalen Flexus je nach Bearbeiter unterschiedlich ist, z.B. drei bei Bosma (1968), vier bei Stehlin & Schaub (1951) und Sen (2001), fünf und eine mesial gelegene in Sulimski (1960), fünf und eine distal gelegene in van Weers (1990). Außerdem zeigen die Prämolaren und Molaren der Hystricidae eine hohe Variabilität in der Anzahl der vorliegenden Strukturen mit fortschreitender Abkauung (van Weers 1990, Montoya 1993), die unter anderem durch Aufspaltung bestehender Flexus/Flexide oder Fossetten/Fossettide gegeben ist (van Weers 1993b).

Die Backenzähne sind hypsodont, bilden also Wurzeln aus (Thenius 1989).

Es wurden zwei verschiedene Arten von *Hystrix* untersucht, *Hystrix cristata* (Gewöhnliches Stachelschwein) und *Hystrix indica* (Weißschwanzstachelschwein). Herkunft sowie Geschlecht von *Hystrix cristata* (STIPB M 1137) sind nicht bekannt. Der Zustand des Schädels, an dem sich noch Reste getrockneter Sehnen finden lassen, sprechen allerdings gegen eine saubere Präparation und eher dafür, dass der Schädel in diesem Zustand in freier Wildbahn gefunden wurde. Die dP4/dp4 bis M2/m2 sind eruptiert und voll in Benutzung, die M3/m3 sind angelegt, aber noch nicht eruptiert und befinden sich noch vollständig innerhalb des Knochens (**Abb. 3-27 & Abb. 3-28**). Im mesialen Bereich sind an den dP4/dp4 Stücke weggebrochen; das Ausmaß der Beschädigung variiert. Der linke M3 fehlt, der aufgebrochene umliegende Knochen weist auf einen postmortalen Verlust hin. Da die schon weit heruntergekauften dP4/dp4 für diese Arbeit nicht relevant sind und der rechte M3 noch vorhanden ist, kann dieses Exemplar trotzdem für diese Arbeit verwendet werden. Die vorhandenen Zahnpositionen lassen eine Einteilung nach Anders et al. (2011) in IDAS 2 (juvenil) zu.

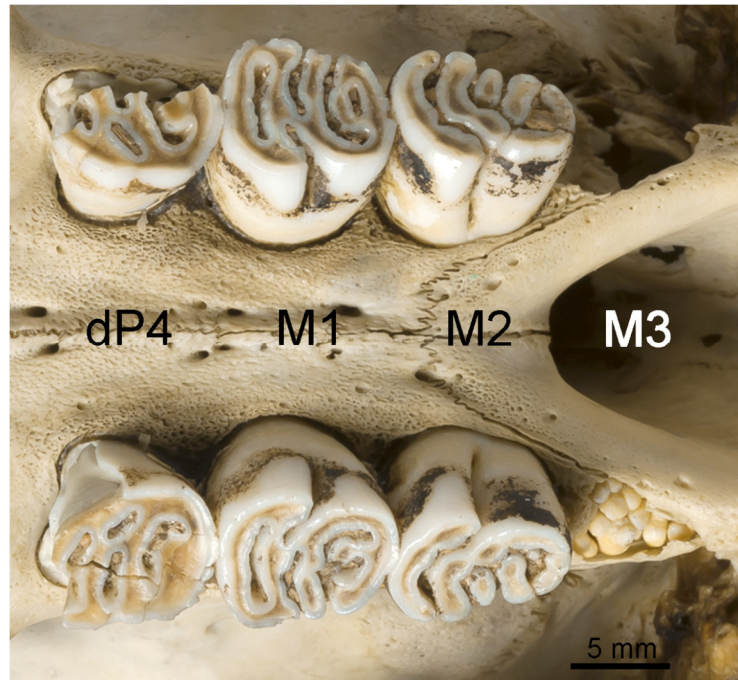


**Abb. 3-25:** Schematische Darstellung der Oberkieferbackenbezahnung von *Hystrix cristata* in Okklusalansicht. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin; gepunktete Flächen: Zement.

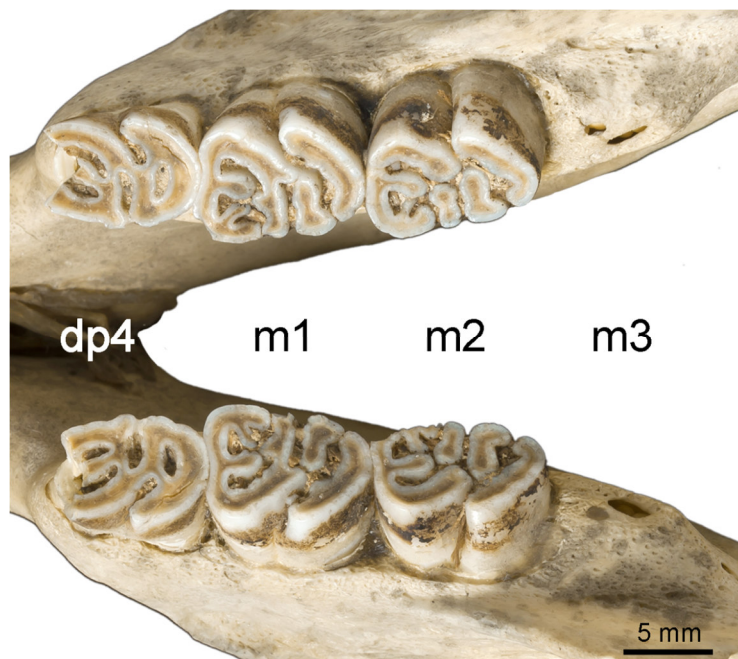


**Abb. 3-26:** Schematische Darstellung der Unterkieferbackenbezahnung von *Hystrix cristata* in Okklusalansicht. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin; gepunktete Flächen: Zement.

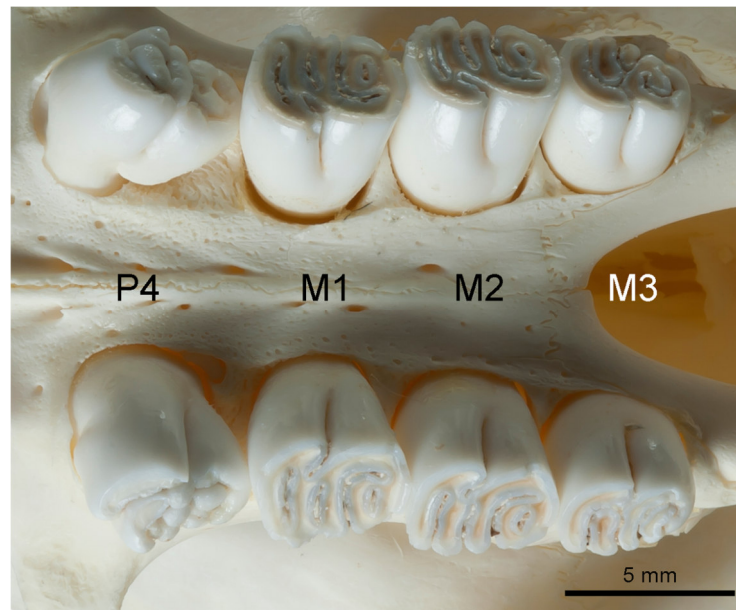
Bei dem untersuchten Individuum von *Hystrix indica* (ZMH 7515) handelt es sich um ein Weibchen aus dem Tierpark Hagenbeck in Hamburg. M1/m1 bis M3/m3 sind in Benutzung, der P4/p4 ist in Eruption und weist im mesialen Bereich die ersten Abnutzungserscheinungen auf (**Abb. 3-29 & Abb. 3-30**). Auch dieses Exemplar kann in IDAS 2 (juvenil) eingeteilt werden (Anders et al. 2011).



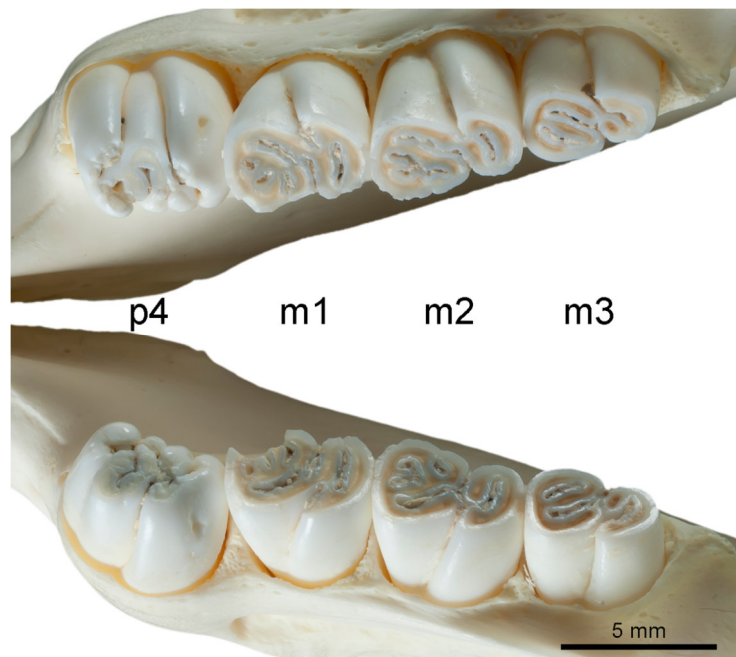
**Abb. 3-27:** Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* in Okklusalansicht. Mesial ist links. Foto: Georg Oleschinski.



**Abb. 3-28:** Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 1137 *Hystrix cristata*. Ansicht von okklusal, mesial ist links. Foto: Georg Oleschinski.



**Abb. 3-29:** Oberkieferbackenbezahnung von ZMH 7515 *Hystrix indica*. Ansicht von okklusal, mesial ist links. Foto: Georg Oleschinski.



**Abb. 3-30:** Unterkieferbackenbezahnung von ZMH 7515 *Hystrix indica*. Ansicht von okklusal, mesial ist links. Foto: Georg Oleschinski.

### 3.1.7 *Castor*

Der Biber (*Castor* LINNAEUS, 1758) ist rezent mit zwei Arten vertreten, *C. fiber* LINNAEUS, 1758 (Europäischer Biber) und *C. canadensis* KUHL, 1820 (Kanadischer Biber) (Jenkins & Busher 1979) und wird in die Familie der Castoridae gestellt (**Abb. 2-3**).

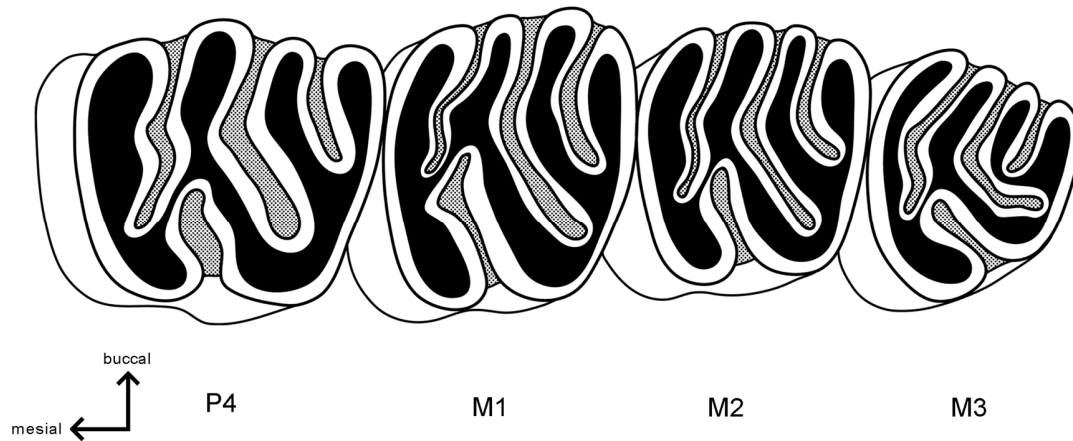
Die Zahnformel von *Castor* beträgt  $1\ 0\ 1\ 3 / 1\ 0\ 1\ 3$  (Thenius 1989). Sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer zeigt die Backenbezahnung ein tetralophodontes Muster. Dabei befinden sich in den oberen Backenzähnen buccal gelegen drei Flexus, lingual einer (**Abb. 3-31**), während die Unterkieferbackenbezahnung buccal nur ein, lingual dagegen drei Flexide aufweist (**Abb. 3-32**) (Hugueney 1999). Aufgrund fossiler Formen der Castoridae, die ein pentalophodontes Muster aufweisen, lassen sich die Lophe der verschiedenen Arten homologisieren und die Reduktion auf ein tetralophodontes Muster nachverfolgen (Thenius 1989, Hugueney 1999).

Die Backenzähne sind stark hochkronig, allerdings nicht immer wachsend, da sie Wurzeln ausbilden (Thenius 1989).

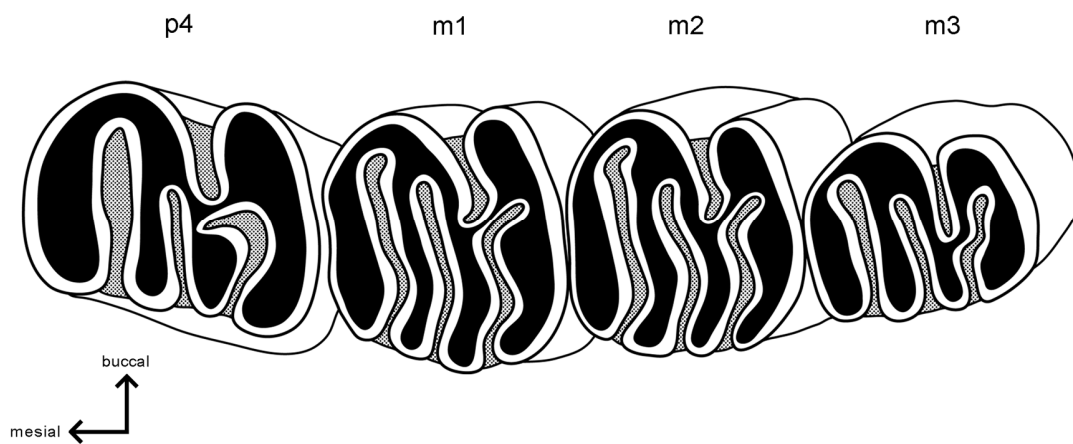
Es wurden zwei verschiedene Exemplare von *Castor* untersucht, zum einen STIPB M 3346 *Castor canadensis* und zum anderen STIPB MaÜ 2 *Castor fiber*.

Das Exemplar STIPB M 3346 stammt ursprünglich aus den United States of America. Der Zustand des Schädels, bei dem Bruchstücke fehlen, lässt vermuten, dass der Schädel in der Wildnis aufgesammelt wurde. Daher handelt es sich dabei wahrscheinlich um ein Wildtier. Die Unterkieferhälften sind nicht mehr verbunden und liegen einzeln vor. Die P4/p4 sind noch nicht vollständig eruptiert, die Molaren sind in Benutzung (**Abb. 3-33 & Abb. 3-34**). Im Unterkiefer ist die Krone des rechten m2 beschädigt, große Stücke sind hier weggebrochen. Aufgrund des Zahnstatus kann das Exemplar STIPB M 3346 nach Anders et al. (2011) in IDAS 2 (juvenil) eingeteilt werden. Da in diesem Stadium die Zahnbildung bei *Castor* noch nicht abgeschlossen ist, wurde ein zweites, älteres Exemplar (STIPB MaÜ 2) untersucht.

Bei dem Exemplar STIPB MaÜ 2 handelt es sich um ein Weibchen, das in Lettland nahe Riga erlegt wurde. Die P4/p4 – M3/m3 liegen vor und sind in Benutzung (**Abb. 3-35 & Abb. 3-36**). Da hier die vollständige adulte Bezahnung vorliegt (M3/m3 eruptiert und angekaut, P4/p4 schon gewechselt und angekaut) kann dieses Exemplar nach Anders et al. (2011) in IDAS 3 (adult) eingeteilt werden.



**Abb. 3-31:** Schematische Darstellung der Oberkieferbackenbezahnung von *Castor canadensis* in Okklusalansicht. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin; gepunktete Flächen: Zement.

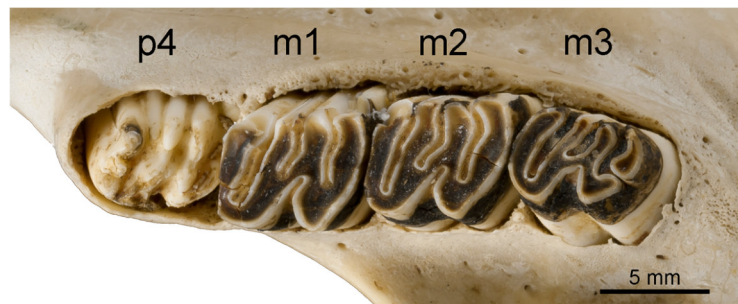


**Abb. 3-32:** Schematische Darstellung der Unterkieferbackenbezahnung von *Castor canadensis* in Okklusalansicht. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin; gepunktete Flächen: Zement.

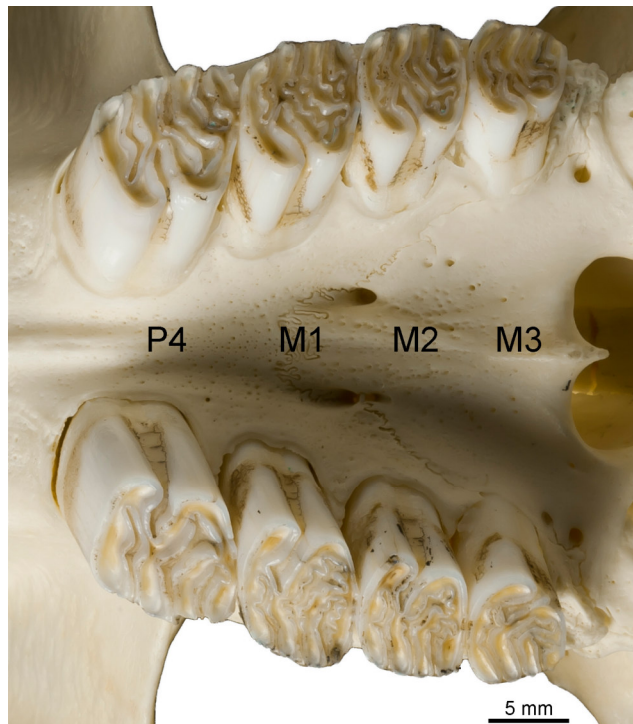




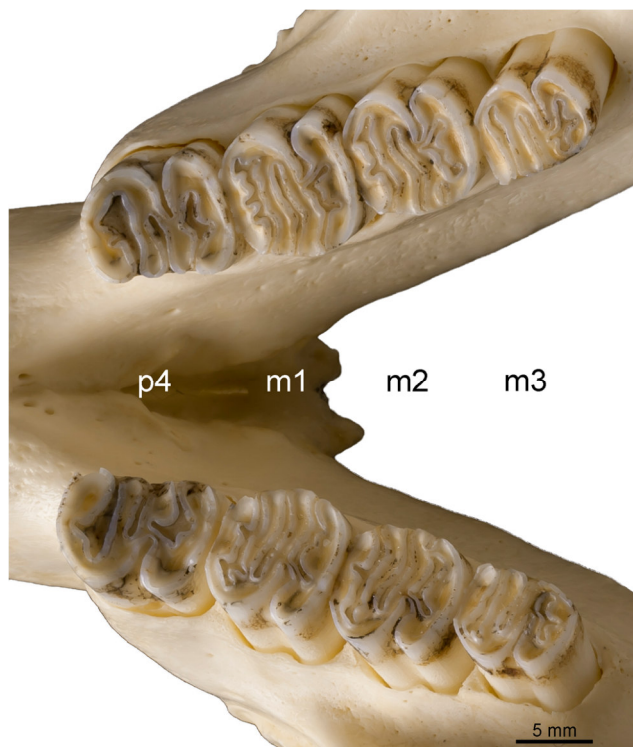
**Abb. 3-33:** Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 3346 *Castor canadensis*. Ansicht von okklusal, mesial ist links. Foto: Georg Oleschinski.



**Abb. 3-34:** Linke untere Backenbezahnung von STIPB M 3346 *Castor canadensis*. Ansicht von okklusal. Mesial ist links, buccal unten. Foto: Georg Oleschinski.



**Abb. 3-35:** Oberkieferbackenbezahnung von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber*. Ansicht von okklusal, mesial ist links. Foto: Georg Oleschinski.



**Abb. 3-36:** Unterkieferbackenbezahnung von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber*. Ansicht von okklusal, mesial ist links. Foto: Georg Oleschinski.



### 3.1.8 *Steneofiber*

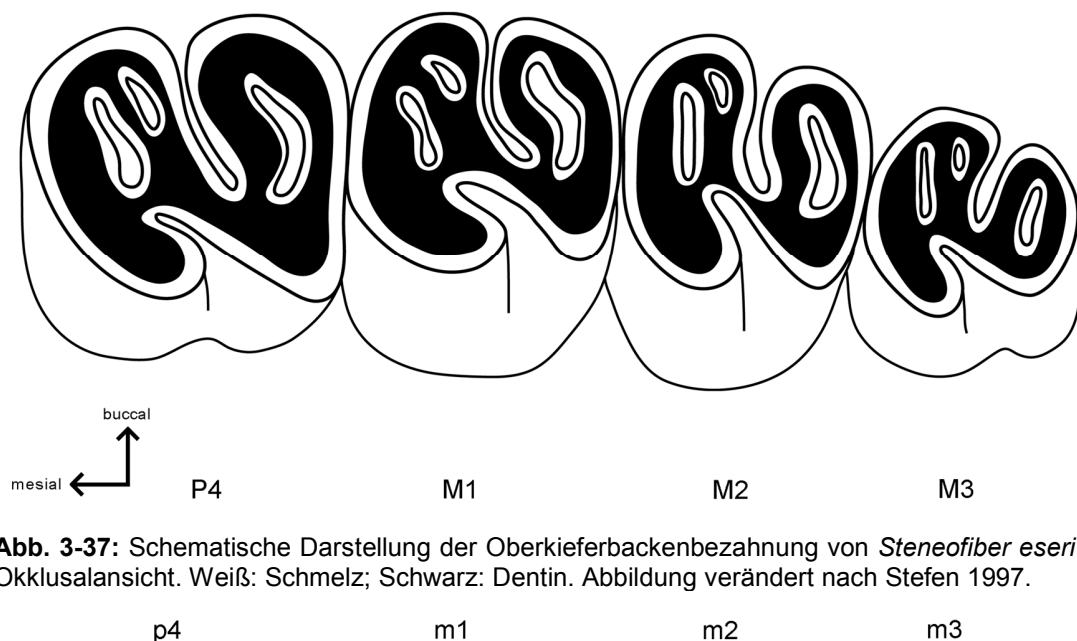
Bei der Gattung *Steneofiber* GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1833 handelt es sich um einen rein fossilen Vertreter der Castoridae (**Abb. 2-3**). Die Gattung ist seit dem späten Oligozän bis in das Pliozän von Europa und Asien bekannt (Hugueney 1999, Korth 2001, Wu et al. 2004, Suraprasit et al. 2011). Im frühen und mittleren Miozän war *Steneofiber* die häufigste Bibergattung in Europa (Stefen 2011). Die älteste Art, *Steneofiber eseri* VON MEYER, 1846 tritt im frühen Miozän das erste Mal auf (Hugueney 1999, Stefen 2011). Phylogenetisch wird *Steneofiber* zu den Castorinae (als Teil der Castoridae) gezählt, zu denen auch die rezenten Arten von *Castor* gehören (Korth 2001).

*Steneofiber* besitzt, wie die rezenten Vertreter, eine Zahnformel von  $1\ 0\ 1\ 3 / 1\ 0\ 1\ 3$  (Hugueney 1999). Im Gegensatz zu *Castor* mit seiner tetralophodonten Backenbezahnung sind die Molaren von *Steneofiber* pentalophodont (**Abb. 3-37 & Abb. 3-38**). Der P4 ist ebenfalls pentalophodont, der p4 dagegen zeigt das tetralophodonte Muster (**Abb. 3-37 & Abb. 3-38**) (Stefen 1997). Im Oberkiefer sind buccal vier Elemente gelegen, lingual nur eines. Dabei liegt nur eines der buccalen Elemente sowie das linguale Element als Flexus vor, die anderen sind in der Regel auch im unangekauften Stadium als Fossetten ausgeprägt.

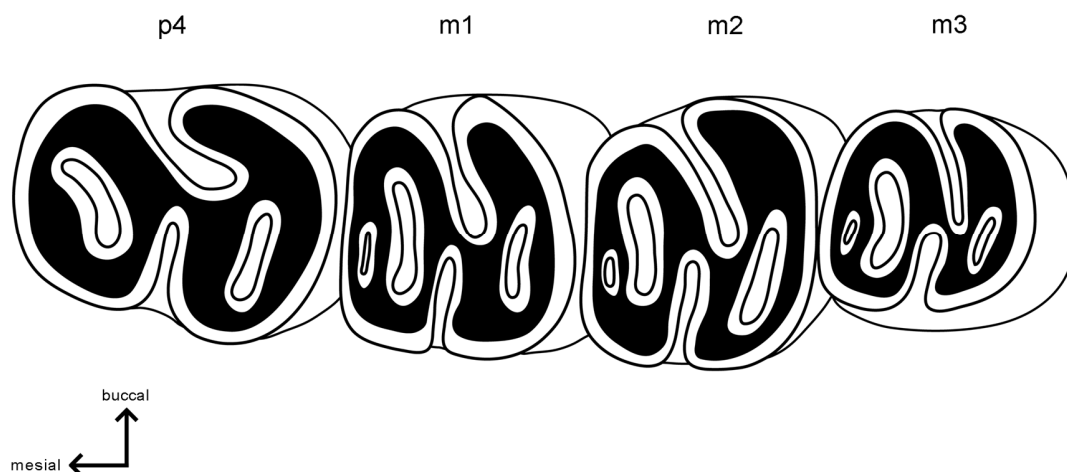
In den Molaren des Unterkiefers ist buccal nur ein Element gelegen und vier lingual. Auch im Unterkiefer ist in der Regel nur eine der lingual gelegenen Strukturen als Flexid ausgebildet, die anderen liegen im unangekauften Zustand als Fossettide vor. Die Backenbezahnung ist mesodont, Zement ist nicht vorhanden (Hugueney 1999). Mit zunehmendem Alter werden stark ausgeprägte Wurzeln ausgebildet (Hugueney 1999, Mörs & Stefen 2010).

In dieser Arbeit wurde Material von zwei Arten von *Steneofiber* untersucht, *S. eseri* und *S. depereti*.

Das Material von *Steneofiber eseri* stammt aus der Privatsammlung von Walter und Christian Keller aus Ginsheim. Gefunden wurde das Material im Steinbruch Laubenheim im Mainzer Becken. Stratigraphisch lässt sich diese Fundstelle in das frühe Miozän (MN1) einordnen (Brinkkötter & Martin 2015). Abgüsse des Materials befinden sich in der Paläontologischen Sammlung des Steinmann-Instituts für Geologie, Mineralogie und Paläontologie der Universität Bonn unter der Inventarnummer STIPB-BRINKKÖTTER-Nr. Insgesamt wurden elf einzelne Backenzähne untersucht (**Abb. 3-39**). Davon stammen vier aus dem Oberkiefer und sieben aus dem Unterkiefer. Es sind verschiedene



**Abb. 3-37:** Schematische Darstellung der Oberkieferbackenbezahnung von *Steneofiber eseri* in Okklusalansicht. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin. Abbildung verändert nach Stefen 1997.



**Abb. 3-38:** Schematische Darstellung der Unterkieferbackenbezahnung von *Steneofiber eseri* in Okklusalansicht. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin. Abbildung verändert nach Stefen 1997.

Abkaustadien vorhanden, von unangekaut und noch nicht eruptiert bis hin zu angekaut mit vollständig geschlossenen Wurzeln. Informationen zu der Zahnposition, der Kieferhälfte, dem Abkaustadium sowie der Inventarnummer sind in **Tab. 3-2** enthalten. Aus organisatorischen Gründen wurde das Material von *Steneofiber eseri* nur zum morphologischen Vergleich herangezogen.

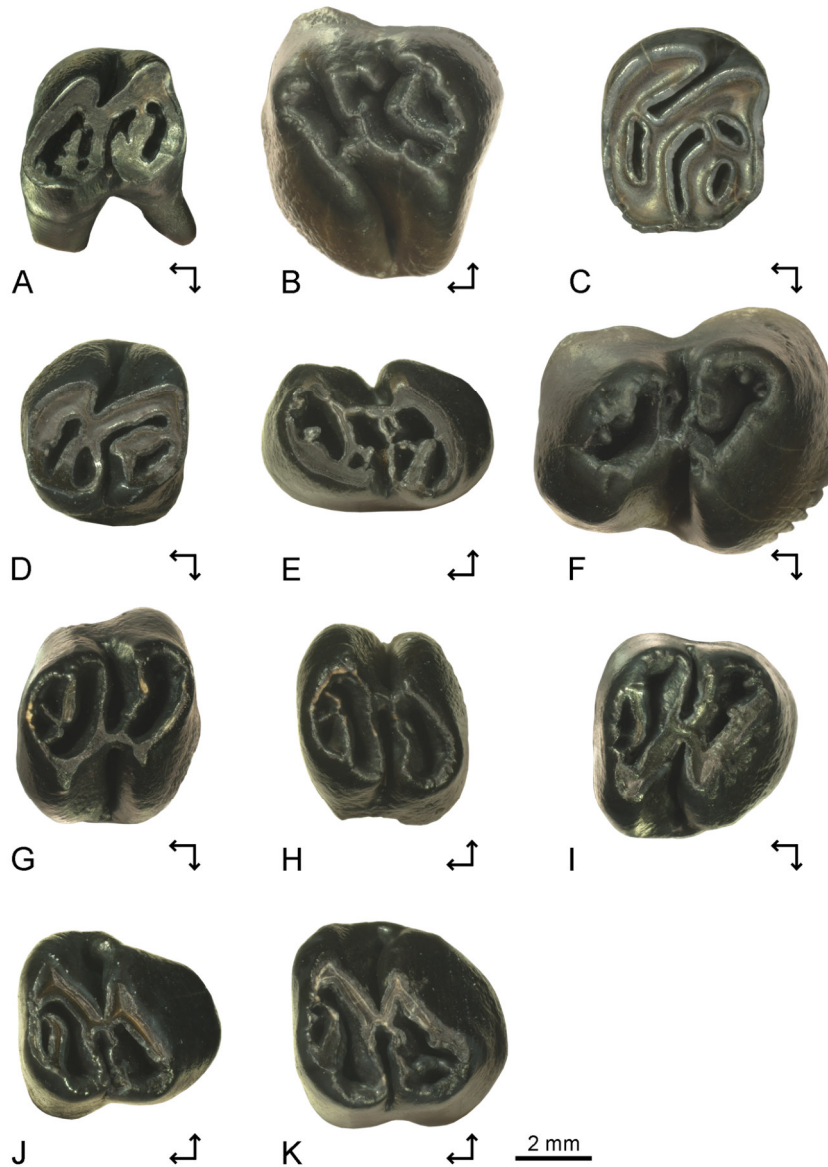
Bei dem Material von *Steneofiber depereti* handelt es sich um zehn Einzelzähne der Backenbezahnung, die aufgrund ihres Abkaustadiums (möglichst gar nicht bis wenig) ausgesucht wurden (**Tab. 3-3**, **Abb. 3-40**). Das Material stammt ursprünglich aus der Sammlung des Steinmann-Instituts für Geologie, Mineralogie und Paläontologie der Universität Bonn, liegt derzeit aber in der Sammlung des Naturhistoriska Riksmuseet in

**Tab. 3-2:** Auflistung des hier untersuchten Materials von *Steneofiber eseri*. STIPB: Steinmann-Institut Bereich Paläontologie Bonn.

<b>Inventarnummer</b> STIPB-BRINKKÖTTER-	<b>Zahnposition</b>	<b>Kieferhälfte</b>	<b>Abkautung</b>	<b>Wurzel</b>
12	dp4	dextral	angekaut	weggebrochen?
13	p4	sinistral	unangekaut	noch nicht ausgebildet
14	m1 oder m2	sinistral	leicht angekaut	noch nicht ausgebildet
15	m1 oder m2	dextral	unangekaut	noch nicht ausgebildet
16	m3	sinistral	leicht angekaut	ausgebildet
17	m3	dextral	leicht angekaut	ausgebildet
18	m3	dextral	leicht angekaut	ausgebildet
21	dP4	dextral	angekaut	ausgebildet
22	P4	sinistral	unangekaut	noch nicht ausgebildet
23	P4	dextral	angekaut	ausgebildet
24	M1 oder M2	dextral	angekaut	ausgebildet

Stockholm. Die Fundstelle des Materials ist der Tagebau Hambach in Nordrhein-Westfalen, das Alter des Materials ist mittleres Miozän (MN5) (Mörs & Stefen 2010).

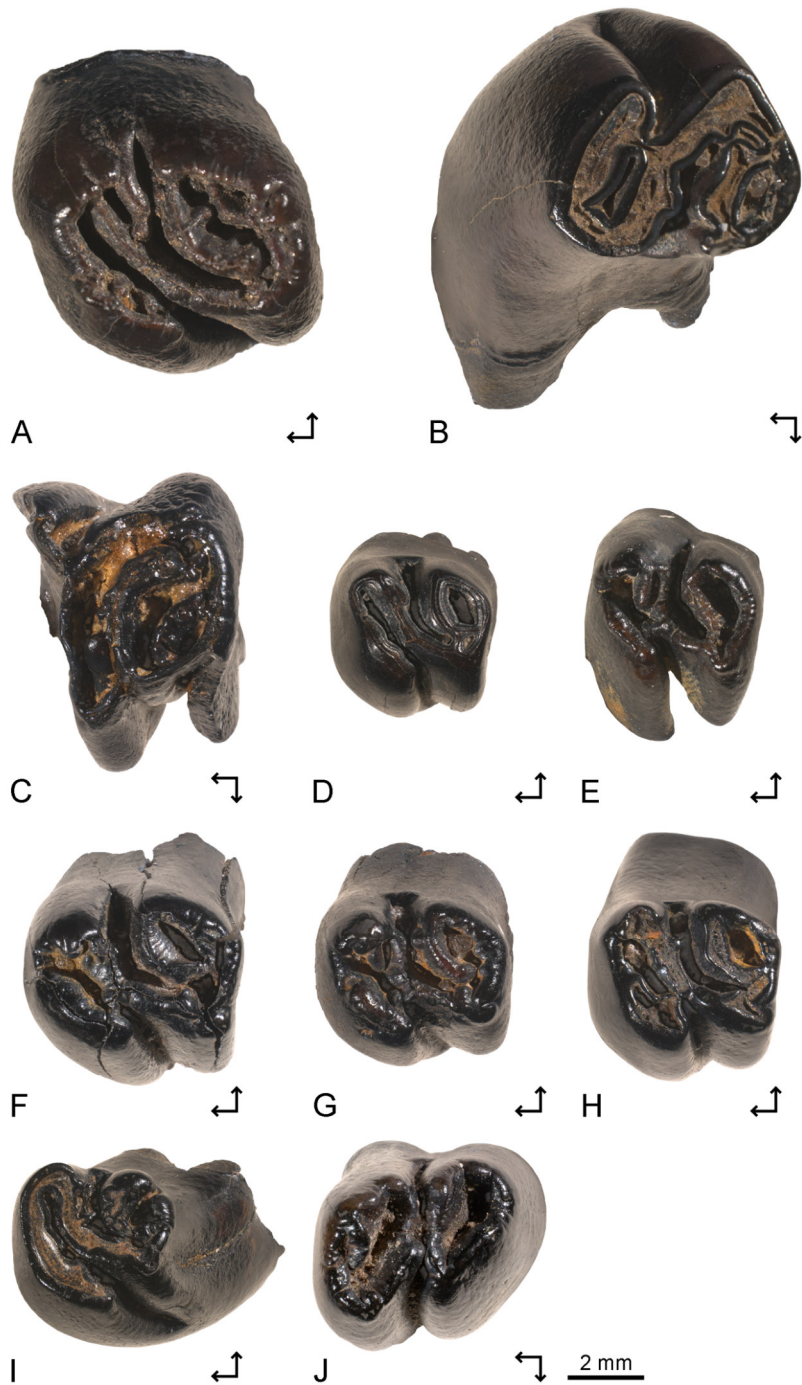
Bei diesem Material stand nicht die Morphologie im Vordergrund, sondern der Zustand der Mineralisation des Schmelzanteils. Daher wurde dieses Material nicht morphologisch beschrieben oder vermessen.



**Abb. 3-39:** Das in dieser Arbeit untersuchte Material von *Steneofiber eseri*. **A:** STIPB-BRINKKÖTTER- 21 dP4 dex; **B:** STIPB-BRINKKÖTTER-22 P4 sin; **C:** STIPB-BRINKKÖTTER-23 P4 dex; **D:** STIPB-BRINKKÖTTER-24 M1 oder M2 dex; **E:** STIPB-BRINKKÖTTER-12 dp4 dex; **F:** STIPB-BRINKKÖTTER-13 p4 sin; **G:** STIPB-BRINKKÖTTER-14 m1 oder m2 sin; **H:** STIPB-BRINKKÖTTER-15 m1 oder m2 dex; **I:** STIPB-BRINKKÖTTER-16 m3 sin; **J:** STIPB-BRINKKÖTTER-17 m3 dex; **K:** STIPB-BRINKKÖTTER-18 m3 dex. Die kleinen Pfeile geben mesial (Pfeil nach links) und buccal an. Fotos von Janka Brinkkötter (Brinkkötter & Martin 2015).

**Tab. 3-3:** Übersicht über das hier untersuchte Material von *Steneofiber depereti*. STIPB: Steinmann-Institut Bereich Paläontologie Bonn.

Inventarnummer STIPB-HaH-	Zahnposition	Kieferhälfte	Abkauung	Wurzel
5080	P4	sinistral	unangekaut	noch nicht ausgebildet
5086	M1 oder M2	sinistral	leicht angekaut	noch nicht ausgebildet
5102	M1 oder M2	sinistral	unangekaut	noch nicht ausgebildet
5165	M3	sinistral	angekaut	ausgebildet, aber weggebrochen?
6376	P4	dextral	angekaut	ausgebildet
6381	P4	dextral	unangekaut	noch nicht ausgebildet
6383	M1 oder M2	sinistral	unangekaut	noch nicht ausgebildet
6384	M1 oder M2	sinistral	unangekaut	noch nicht ausgebildet
6385	M1 oder M2	sinistral	unangekaut?	noch nicht ausgebildet
6443	m1 oder m2	sinistral	unangekaut	noch nicht ausgebildet



**Abb. 3-40:** Das in dieser Arbeit untersuchte Material von *Steneofiber depereti*. **A:** STIPB-HaH 5080 P4 sin; **B:** STIPB-HaH 6376 P4 dex; **C:** STIPB-HaH 6281 P4 dex; **D:** STIPB-HaH 5086 M1 oder M2 sin; **E:** STIPB-HaH 5102 M1 oder M2 sin; **F:** STIPB-HaH 6383 M1 oder M2 sin; **G:** STIPB-HaH 6384 M1 oder M2 sin; **H:** STIPB-HaH 6385 M1 oder M2 sin; **I:** STIPB-HaH 5165 M3 sin; **J:** STIPB-HaH 6443 m1 oder m2 sin. Ansicht von okklusal. Die kleinen Pfeile geben mesial (Pfeil nach links) und buccal an. Fotos von Georg Oleschinski.

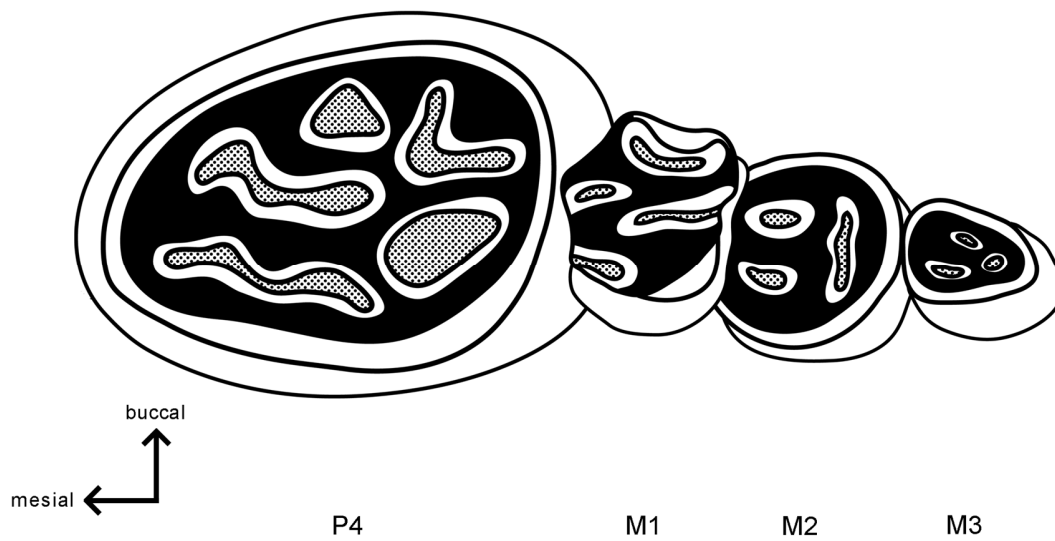
### 3.1.9 *Mylagaulus*

Die Mylagaulidae werden zu den Sciuromorpha gestellt (Cope 1881a, Matthew 1901). Aufgrund der starken Spezialisierung des Gebisses ist die systematische Zuordnung der Mylagauliden nicht ganz einfach. Zum Teil werden die Mylagaulidae als Schwestergruppe der Aplodontidae gesehen, die zusammen die Aplodontoidea bilden (McGrew 1941, Wood 1955), oder die Mylagaulidae sind als Mylagaulinae Teil der Aplodontidae und Schwestergruppe zu den Aplodontinae (Hopkins 2008) (**Abb. 2-3**). Nächster rezenter Verwandter ist die einzig rezent noch vorkommende Art der Aplodontidae, *Aplodontia rufa* (Hopkins 2008).

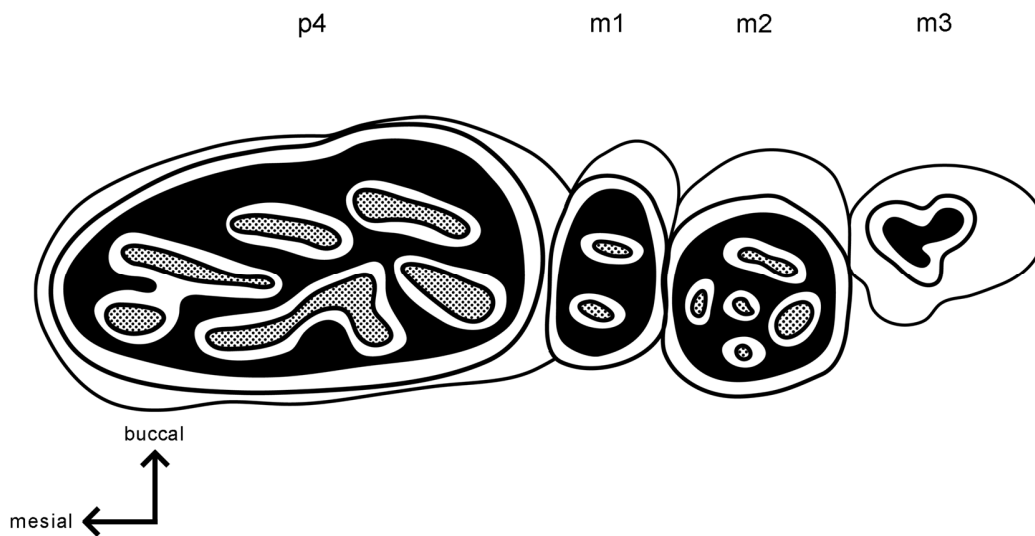
Die Mylagaulidae sind eine rein fossile Gruppe, die vom Oberoligozän bis ins Obermiozän in Nordamerika vorkam (Korth, 1994). Hauptverbreitungsgebiet war der Westen von Nordamerika, es sind allerdings auch einige Formen aus Florida bekannt (Webb 1966, Baskin 1980). Die rein nordamerikanische Verbreitung der Gruppe lässt auf einen nordamerikanischen Ursprung der Mylagaulidae schließen (Korth 1994). Allerdings sind auch einige Einzelzähne aus dem mittleren Miozän aus China sowie aus der ehemaligen Sowjetunion bekannt, die große Ähnlichkeiten mit Mylagauliden aufweisen und daher in diese Gruppe eingeordnet wurden (Wu 1988, Wu et al. 2013).

Die Zahnformel der Mylagaulidae ändert sich im Laufe der Evolution und mit zunehmendem Alter der Individuen. So weisen basale Vertreter (z.B. *Promylagaulus*) noch einen rudimentären P3 auf (McGrew 1941, Korth 1994). Dieser ist bei fortschrittlicheren Formen ganz reduziert und liegt nur noch als Milchzahn vor (Black & Wood 1956). Die dP4/dp4 sind, ebenfalls wie der dP3 und der nachfolgende M1/m1 brachyodont. Dagegen sind die M2/m2, M3/m3 sowie die P4/p4 hypsodont und bilden eine schwache Wurzel aus (Black & Wood 1956, Baskin 1980). Eine deutlich ausgebildete, gespreizte Wurzel ist nur bei den Milchprämolaren zu finden (Black & Wood 1956). Die Prämolaren sind gebogen, die oberen Prämolaren stärker als die unteren. Dabei biegen sich obere Prämolaren konvex nach lingual, untere Prämolaren sind konvex nach buccal gebogen oder annähernd gerade (Baskin 1980).

Die Okklusalfäche der Backenbezahnung zeichnet sich durch eine Vielzahl von Schmelzinseln (Fossetten im Ober-, Fossettide im Unterkiefer) aus (Cope 1881b, Thenius 1989) (**Abb. 3-41 & Abb. 3-42**). Diese sind in unangekauften Exemplaren noch mit dem äußeren Schmelzband verbunden, die Verbindung geht allerdings direkt mit beginnender Abkautung verloren (Black & Wood 1956). Der interne Bereich der Schmelzinseln ist mit Zement gefüllt (Thenius 1989). Mit fortschreitender Abkautung



**Abb. 3-41:** Schematische Darstellung der Oberkieferbackenbezahnung von *Mylagaulus* sp. in Okklusallansicht. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin; gepunktete Flächen: Zement. Abbildung verändert nach Thenius 1989.



**Abb. 3-42:** Schematische Darstellung der Unterkieferbackenbezahnung von *Mylagaulus* sp. in Okklusallansicht. Weiß: Schmelz; Schwarz: Dentin; gepunktete Flächen: Zement. Abbildung verändert nach Thenius 1989.

kommt es zu einer Aufspaltung der Fossetten/Fossettide, wobei die Anzahl der aufspaltenden Strukturen im Laufe der Evolution zunimmt (Shotwell 1958). Durch die Aufspaltung kann die Anzahl der Fossetten/Fossettide auf der Okklusallfläche mit zunehmender Abkauung stark variieren (Shotwell 1958, Caledo & Hopkins 2012b). Hinzu kommt eine große individuelle Variabilität in Form, Größe und dem Muster der



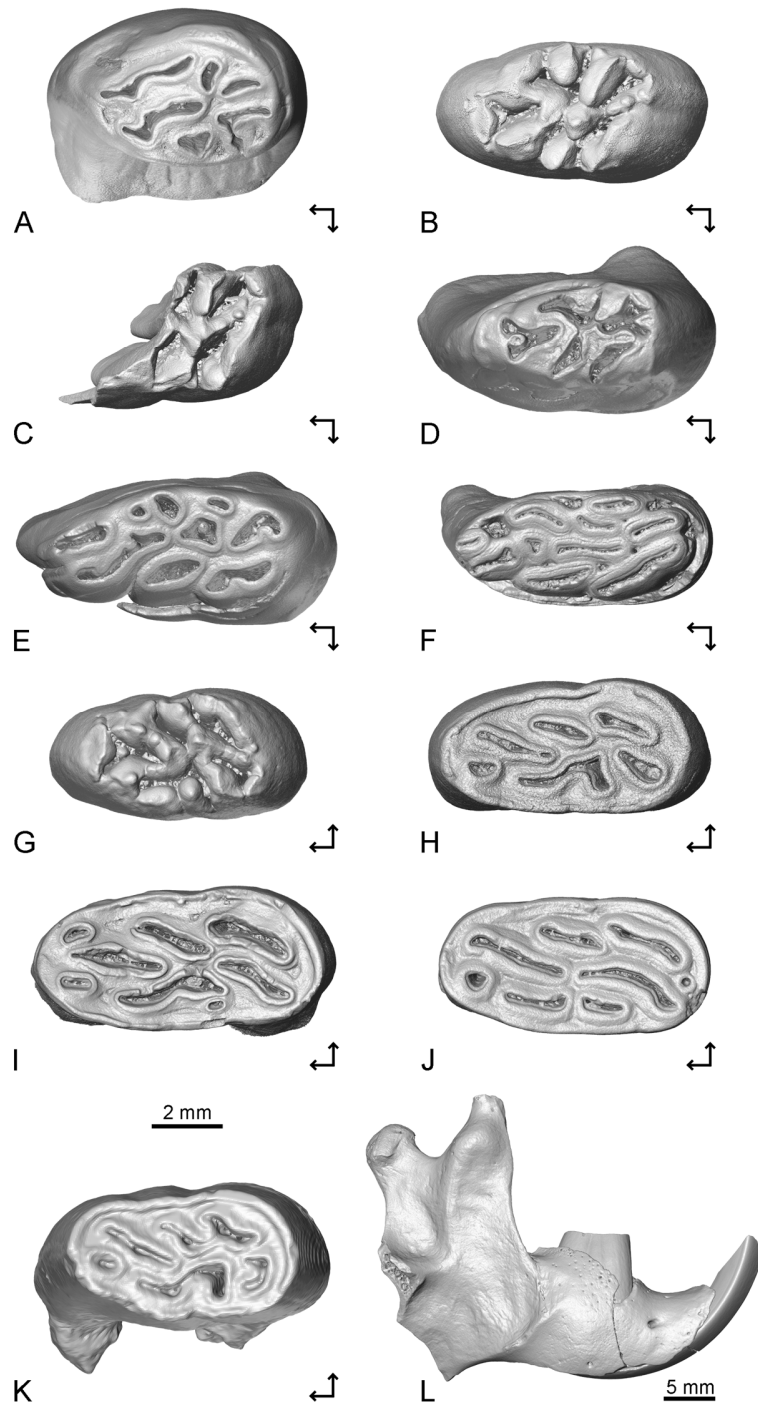
Okklusalfäche, daher ist ein Vergleich verschiedener Exemplare in unterschiedlichen Abkaustadien schwierig, ebenso die taxonomische Einordnung oder die Homologisierung der Strukturen (Black & Wood 1956).

Im angekauften Zustand ist die Okklusalfäche der unteren Prämolaren konkav, die der oberen Prämolaren konvex. Innerhalb der Zahnreihe ist eine Größenabnahme der Okklusalfäche von P4/p4 zu M3/m3 zu erkennen; der P4/p4 nimmt dabei den Hauptteil der Kaufläche der Zahnreihe ein (Korth 1994) (**Abb. 3-41 & Abb. 3-42**). Apikal ist der P4/p4 deutlich breiter als koronal, so dass die Okklusalfäche mit zunehmender Abkautung an Größe zunimmt. Durch die fortlaufende Eruption des breiter werdenden P4/p4 wird der nachstehende M1/m1 herausgedrückt bzw. seitlich abgerieben, so dass es zum Verlust des M1/m1, in einigen Fällen sogar des M2/m2 kommt (Black & Wood 1956, Korth 1994, 1999, Caledo & Hopkins 2012a, 2012b). Somit ändert sich die Zahnformel in fortschrittlichen *Mylogaulus* von 1 0 1 3 / 1 0 1 3 in juvenilen Individuen zu 1 0 1 2 / 1 0 1 2 in adulten Exemplaren (Black & Wood 1956, Caledo & Hopkins 2012b).

In dieser Arbeit wurden Einzelzähne der Art *Mylogaulus elassos* aus dem oberen Miozän von Florida untersucht. Aus dem Oberkiefer lag ein einzelner rechter Prämolare vor (**Abb. 3-43 A**). Aus dem Unterkiefer lagen zehn Prämolare vor, neun davon einzeln (**Abb. 3-43 B-J**), einer befand sich noch im Unterkiefer (**Abb. 3-43 K & L**). Bei fünf Exemplaren handelt es sich um linke Unterkieferprämolare, die anderen fünf stammen von der rechten Seite. Drei der Exemplare liegen im un- bzw. kaum angekauften Zustand vor. Von einem vierten, ebenfalls nur sehr wenig angekauften Exemplar lag leider nur ein Bruchteil vor. Die restlichen acht Exemplare waren nahezu vollständig erhalten, bei wenigen Exemplaren war ein Teil des äußeren Schmelzbandes weggebrochen. Eine Übersicht ist in **Tab. 3-4** zu finden.

**Tab. 3-4:** Übersicht über das hier untersuchte Material von *Mylagaulus elassos*. UF: Florida Museum of Natural History, University of Florida.

Inventarnummer	Zahnposition	Kieferhälfte	Abkautung	Wurzel
UF 24185	p4	sinistral	angekaut	ausgebildet aber weggebrochen?
UF 24186	p4	sinistral	unangekaut	noch nicht ausgebildet
UF 24187	p4	sinistral	angekaut	ausgebildet
UF 24188	p4	sinistral	unangekaut	noch nicht ausgebildet
UF 24190	p4	dextral	angekaut	ausgebildet
UF 24191	p4	dextral	angekaut	ausgebildet
UF 24192	p4	dextral	angekaut	ausgebildet
UF 24193	p4	dextral	unangekaut	noch nicht ausgebildet
UF 24194	P4	dextral	angekaut	ausgebildet aber weggebrochen?
UF 24297	p4	sinistral	leicht angekaut	noch nicht ausgebildet
UF 32050	p4	dextral	angekaut	ausgebildet



**Abb. 3-43:** Das in dieser Arbeit untersuchte Material von *Mylagaulus elassos*. **A:** UF 24194 P4 dex; **B:** UF 24186 p4 sin; **C:** UF 24188 p4 sin; **D:** UF 24297 p4 sin; **E:** UF 24185 p4 sin; **F:** UF 24187 p4 sin; **G:** UF 24193 p4 dex; **H:** UF 24190 p4 dex; **I:** UF 24191 p4 dex; **J:** UF 24192 p4 dex; **K & L:** UF 32050 p4 dex. **A-K:** Ansicht von okklusal, **L:** Ansicht von lateral, mesial ist rechts. Die kleinen Pfeile geben mesial (Pfeil nach links) und buccal an. 3D-Rekonstruktion aus dem  $\mu$ CT-Scan.

## 3.2 Methoden

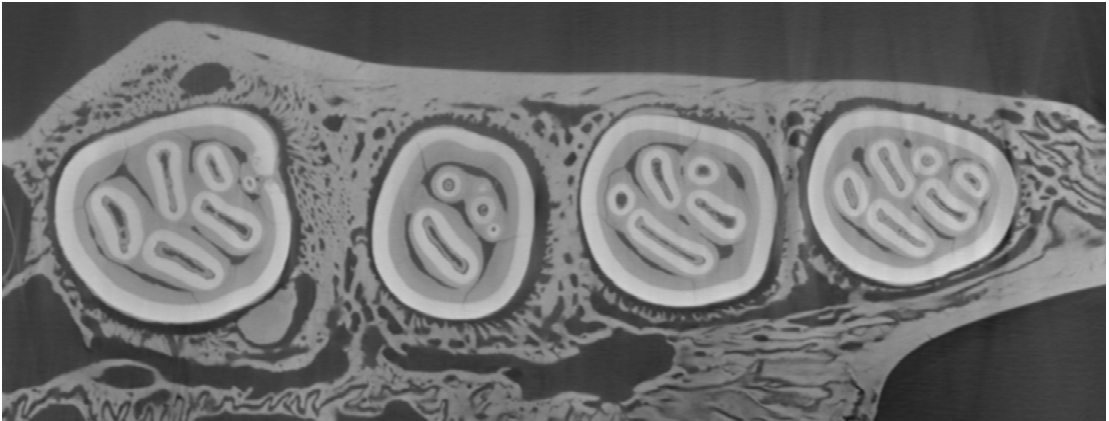
### 3.2.1 Mikro-Computertomographie ( $\mu$ CT)

Um die internen Strukturen der Bezahnung, wie Schmelzfalten und -inseln, zerstörungsfrei betrachten zu können, wurde das Material mittels Mikro-Computertomographie gescannt. Die aus dem  $\mu$ CT-Datensatz resultierenden Bilder zeigen das Material in Abhängigkeit von dessen Röntgendichte in unterschiedlichen Graustufen: Materialien mit höherer Röntgendichte werden dabei heller, geringere Röntgendichten dunkler dargestellt (**Abb. 3-44 & Abb. 3-45**).

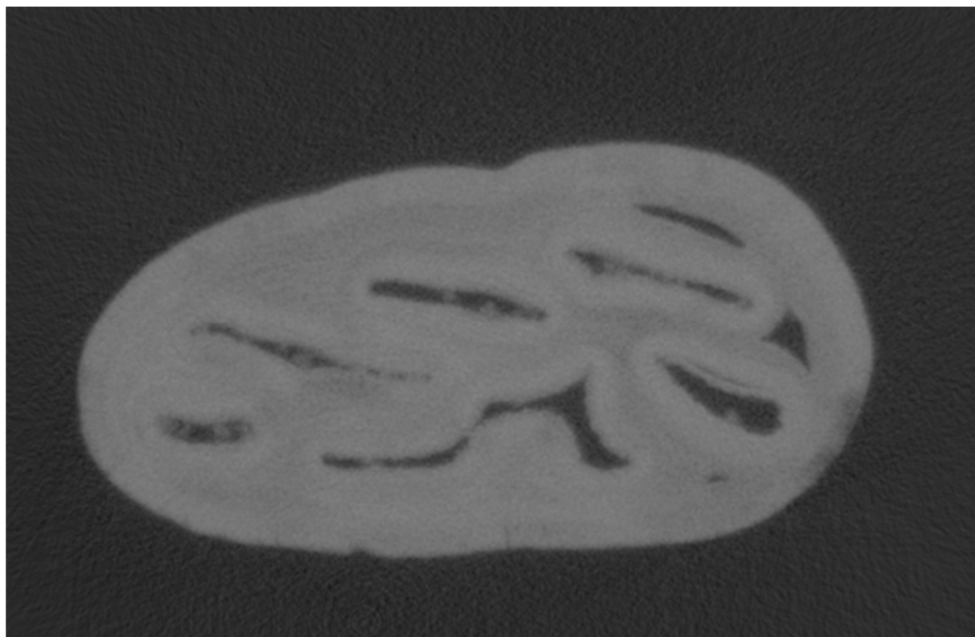
Bei dem für diese Arbeit verwendeten  $\mu$ CT handelt es sich um das Modell phoenix v|tome|x s von GE phoenix|x-ray, das im Steinmann-Institut für Geologie, Mineralogie und Paläontologie im Bereich Paläontologie der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn aufgestellt ist. Für die Scans wurde die 240kV-Röhre verwendet. Weitere Scanparameter für das in dieser Arbeit verwendete Material sind in **Tab. A 1** bis **Tab. A 4** im Anhang zu finden.

Je nach Qualität des Scans kann es zu Scanartefakten kommen, die das Ergebnis verfälschen. So können zum Beispiel konzentrische Kreise auftreten oder Strahlen, die von röntgendichterem Material ausgehen (Beam hardening) (Brant 2015) (**Abb. 3-46**). Diese Artefakte können bei der nachträglichen Bearbeitung zum Teil minimiert werden. Nichtsdestotrotz müssen bei späterer Interpretation des gescannten Objekts mögliche Scanartefakte berücksichtigt werden.

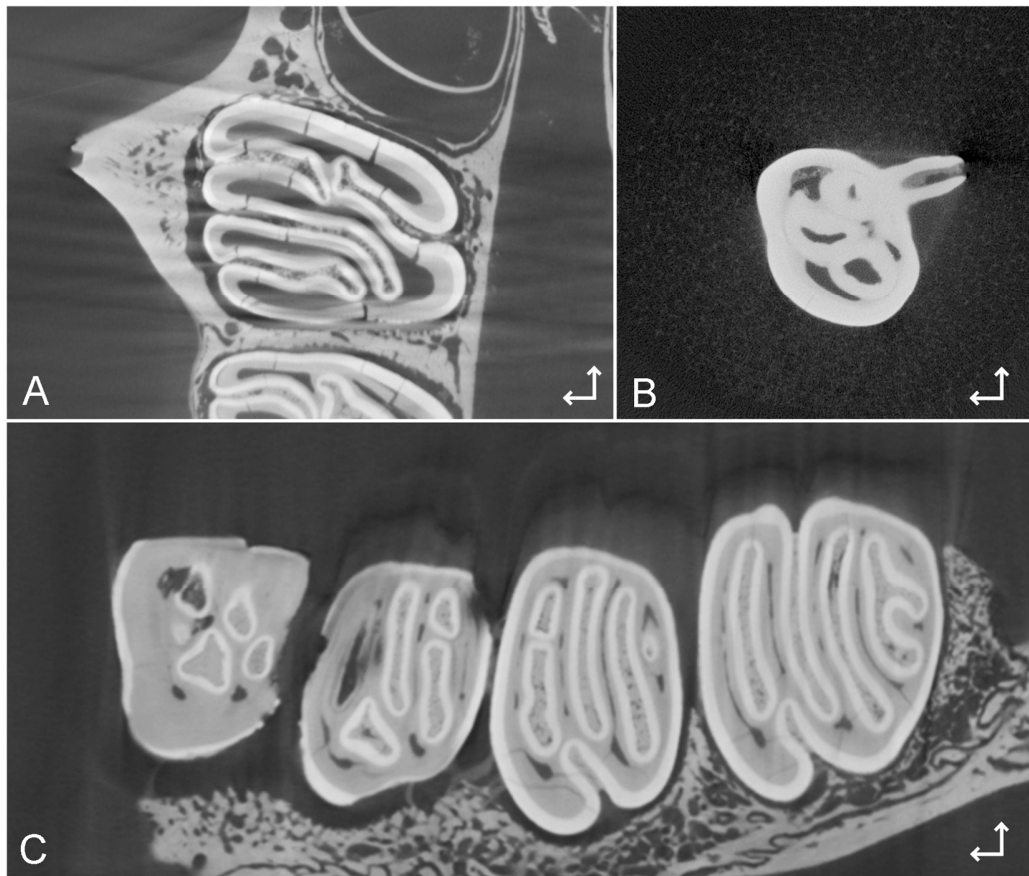
Die Scanrohdaten wurden mit dem Programm phoenix datos|x (GE phoenix|x-ray) nachbearbeitet, um eventuelle Ungenauigkeiten des Scans zu beheben (z.B. leichtes Verwackeln des gescannten Objekts). Außerdem wurde damit eine vgi-Datei erstellt, die eine weitere Bearbeitung mit dem Programm VGStudio Max (Version 2.0 von Volume Graphics) zulässt. Mit VGStudio Max wurden die für die 3D-Rekonstruktion benötigten Bilderstapel im jpg-Format erstellt.



**Abb. 3-44:** Typisches Bild aus einem nach dem Scan generierten Bilderstapel der Oberkieferbackenbezahnung von ZMH 7515 *Hystrix indica* (Bild Nr. 359). Schmelz, der die größte Röntgendichte aufweist, wird Hellgrau dargestellt, Dentin und der umgebene Knochen in dunklerem Grau. Die von Luft umgebenen Bereiche werden Dunkelgrau bis Schwarz dargestellt. Ansicht von okklusal, mesial ist links, buccal oben.



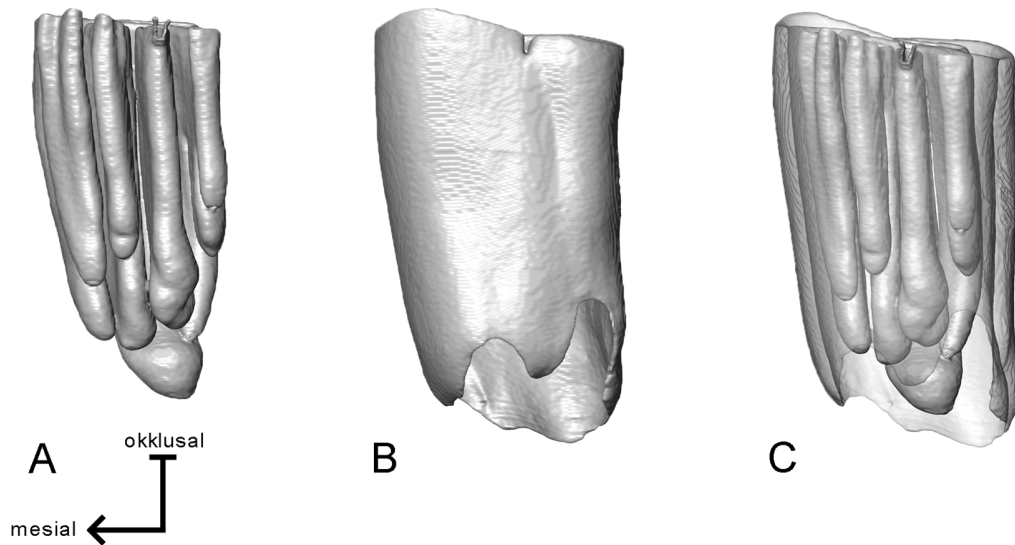
**Abb. 3-45:** Ausschnitt aus dem Bilderstapel von UF 24190 *Mylagaulus elassos* (Bild Nr. 111). Da hier in dem fossilen Material durch Diagenese die Röntgendichte von Schmelz und Dentin sehr ähnlich geworden ist, werden beide Materialien mit einem ähnlichen Grauwert dargestellt.



**Abb. 3-46:** Beispiele für unterschiedliche Scanartefakte. **A:** Beam hardening, ausgehend von den helleren Bereichen. Dadurch wird der Grauwert der umliegenden Bereiche verfälscht. Oberkiefer von STIPB M 3346 *Castor canadensis* (Bild Nr. 317). **B:** Rauschen in konzentrischen Kreisen um das gescannte Objekt herum. STIPB-BRINKKÖTTER-17 *Steneofiber eseri* (Bild Nr. 276). **C:** Entstehung eines „Schattens“. Oberkiefer ZMH 3572 *Cuniculus paca* (Bild Nr. 514). Die kleinen Pfeile geben mesial (A & B oben, C links) und buccal an.

### 3.2.2 3D-Rekonstruktion

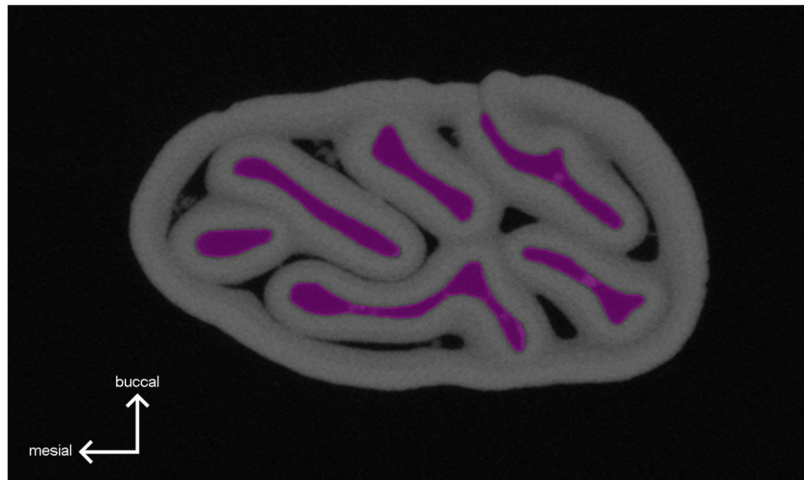
Basierend auf den  $\mu$ CT-Scans wurde für das rezente Material jeweils der Schmelzanteil einer Backenzahnreihe des Ober- und des Unterkiefers rekonstruiert. Die Rekonstruktion erfolgte in dem Programm Avizo 7.1 (Visualization Sciences Group). Die Zahnpositionen (P4/p4 – M3/m3) wurden jeweils einzeln rekonstruiert, um eine spätere Rundumansicht ohne die nebenliegenden Zahnpositionen zu gewährleisten. Nach Möglichkeit wurde von Ober- und Unterkiefer die gleiche Kieferhälfte bearbeitet. Verwendet wurde die Kieferhälfte, bei der die Zahnreihe vollständig vorlag und bei der möglichst wenig Material von der Bezahnung abgebrochen war. In Avizo 7.1 wurde der mit VGStudio Max erstellte Bilderstapel geöffnet und Schnittbild für Schnittbild der Schmelzanteil der einzelnen



**Abb. 3-47:** Übersicht über die einzeln rekonstruierten Elemente, hier am rechten m2 von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* in lingualer Ansicht. **A:** 3D-Modell des Schmelzanteils der Flexide und Fossettide; **B:** 3D-Modell des äußeren Schmelzbandes; **C:** 3D-Modell des inneren sowie äußeren Schmelzanteils, wobei das äußere Schmelzband transparent dargestellt ist.

Zahnpositionen markiert und zum Teil automatisch, zum Teil manuell segmentiert. Aus den segmentierten Bereichen errechnet Avizo 7.1 ein dreidimensionales Modell. Für jede Zahnposition wurden zwei Modelle erstellt, von denen das eine die internen Strukturen enthält, also Schmelzfalten und Schmelzinseln, und das andere das umgebende Schmelzband (**Abb. 3-47**). Aus diesen beiden Modellen kann der Schmelzanteil vollständig dargestellt werden, zugleich können aber auch nur die internen Strukturen betrachtet werden, in dem das äußere Schmelzband ausgeblendet oder transparent dargestellt wird (**Abb. 3-47 C**). Die verschiedenen Rekonstruktionen wurden aus Avizo als stl-Datei exportiert, um sie später weiter bearbeiten zu können.

Für *Steneofiber eseri* wurde wie in den rezenten Arten der Schmelzanteil rekonstruiert. Bei dem Material von *Mylogaulus elassos* war eine Unterscheidung von Schmelz und Dentin anhand der Scandaten kaum möglich. Daher wurde hier nicht der Schmelzanteil rekonstruiert, sondern der (ursprünglich mit Zement gefüllte) Innenraum der Schmelzinseln (**Abb. 3-48**).



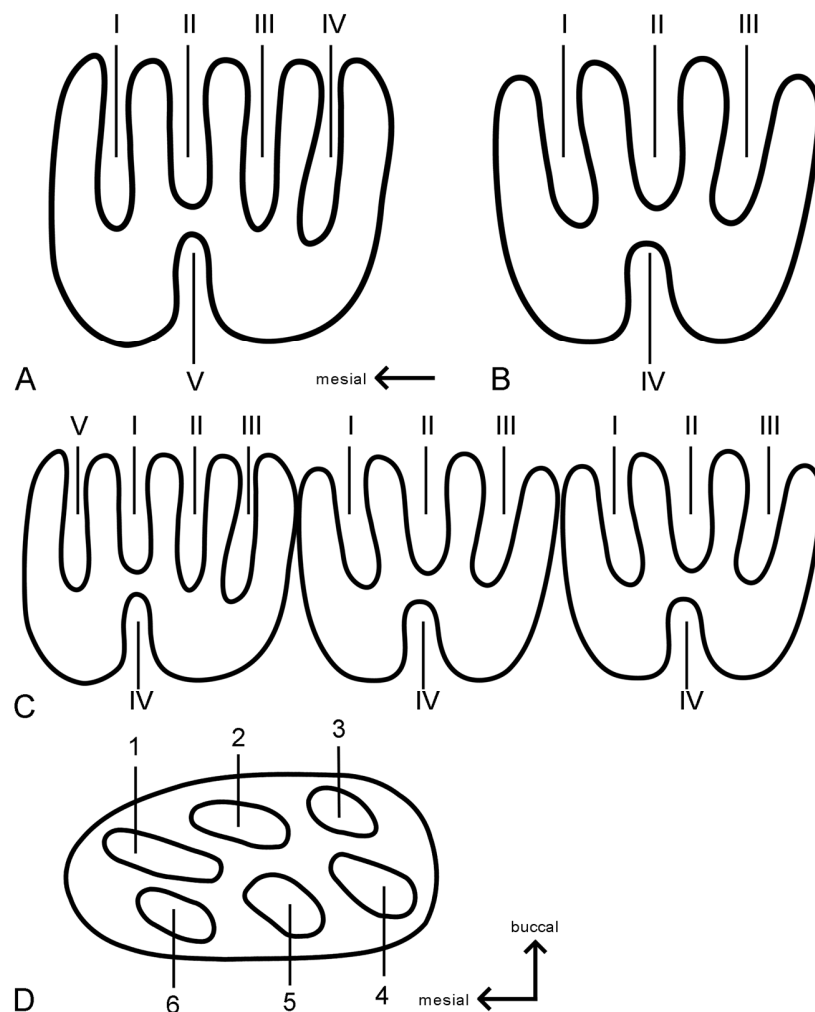
**Abb. 3-48:** Ausschnitt aus dem Bilderstapel von UF 24193 *Mylagaulus elassos*. Schmelz und Dentin zeigen sehr ähnliche Grauwerte, daher wurde der interne Bereich der Infundibula rekonstruiert (pink hinterlegt).

### 3.2.3 Morphologische Beschreibung

Von den rezenten Arten wurde jeweils eine Kieferhälfte untersucht. Anhand der erstellten 3D-Modelle wurde die Backenbezahnung morphologisch beschrieben. Der Schwerpunkt lag hierbei auf den internen Strukturen wie Schmelzfalten und Schmelzinseln. Da die Terminologie der Schmelzfalten für einige Arten unklar ist bzw. diskutiert wird und in dieser Arbeit bei der morphologischen Beschreibung Homologien der Strukturen nicht im Vordergrund stehen, wurden die vorliegenden Strukturen durchnummeriert. Falten wurden jeweils mit römischen und Inseln mit arabischen Zahlen versehen. Die Nummerierung erfolgte von mesial nach distal von eins bis drei bzw. vier. Die einzeln gelegene Falte auf der gegenüberliegenden Seite wurde dementsprechend als Flexus/Flexid IV bzw. V bezeichnet (**Abb. 3-49 A & B**). In solchen Fällen, in denen nicht jede Zahnposition einer Zahnreihe die gleiche Anzahl an Einfaltungen besitzt, wurde die zusätzliche Falte als Falte V bezeichnet (**Abb. 3-49 C**). So kann ein besserer Vergleich der übrigen Falten mit den anderen Zahnpositionen einer Zahnreihe erfolgen.

Auch bei der fossilen Art *Mylagaulus elassos* wurde zur Vereinheitlichung nicht die bestehende Terminologie verwendet, sondern die einzelnen Elemente durchnummeriert. Hierbei wurden die buccal gelegenen Elemente von mesial nach distal durchnummeriert, die lingual liegenden Elemente dann weiterführend von distal nach mesial (**Abb. 3-49 D**). Mit zunehmender Abkauung können einige der Falten/Inseln zum Teil mehrfach aufspalten. Die dadurch neu entstandenen Elemente wurden mit Unternummern





**Abb. 3-49:** Nummerierung der Elemente, **A:** pentalophodonte Bauplan; **B:** tetralophodonte Bauplan; **C:** tetralophodonte Bezahnung, in der eine Zahnposition pentalophodont ausgebildet ist; **D:** *Mylagaulus*.

versehen. Die Aufspaltung von Fossette 1 würde dementsprechend zu den neuen Elementen Fossette 1.1 sowie Fossette 1.2 führen. Eine Aufspaltung von Fossette 1.1 führt zu den Elementen Fossette 1.1.1 und Fossette 1.1.2. Die Nummerierung richtet sich dabei nach der Position der Elemente, im Oberkiefer von buccal nach lingual (Fossette 1.1 buccal, Fossette 1.2 lingual), im Unterkiefer in umgekehrter Reihenfolge (Fossettid 1.1 lingual, Fossettid 1.2 buccal).

Eine Übersicht über die in der morphologischen Beschreibung verwendete Terminologie ist in **Kapitel 12 Glossar** zu finden.

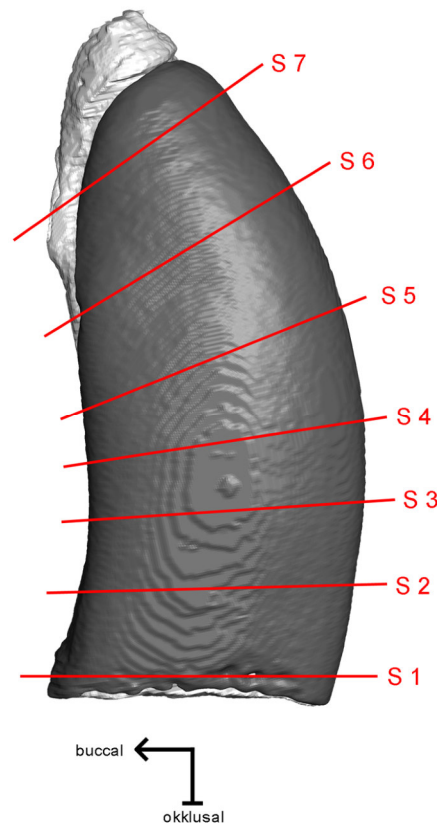
### 3.2.4 Erstellung der Schnittebenen und Definition der Abkaustadien

Um Aussagen über spätere Abkaustadien zu treffen und dadurch einen Einblick in die Ontogenese des Zahns zu erhalten, wurden anhand der 3D-Modelle des Schmelzanteils Schnittebenen von zukünftigen hypothetischen Okklusalflächen angefertigt. Die Erstellung der Schnittebenen erfolgte mittels des Programms VGStudio Max. Die aus Avizo exportierten stl-Dateien wurden in VGStudio Max hochgeladen. Von der Okklusalfläche ausgehend wurde für jeden einzelnen Zahn Schnittebenen erstellt. Diese zeigen den Schmelzanteil an der gewählten Position. Die erste Schnittebene wurde so nah wie möglich und parallel zur Okklusalfläche gelegt (**Abb. 3-50**). Die weiteren Schnittebenen einer Zahnposition entstanden durch das Verschieben der vorherigen Schnittebenen jeweils im gleichen Abstand zur Wurzel hin. Dazu wurden die einzelnen Zahnpositionen im Koordinatensystem von VGStudio Max etwa parallel zur z-Achse ausgerichtet und die einzelnen Schnittebenen um den gleichen Wert entlang der z-Achse verschoben. Da die meisten Backenzähne eine Krümmung aufweisen, wurden die Schnittebenen zusätzlich gedreht, um die Krümmung auszugleichen und eine möglichst realistische zukünftige Okklusalfläche zu schaffen (**Abb. 3-50**). Durch die Drehung kann es vorkommen, dass sich der Abstand der geneigten Schnittebene leicht von den anderen unterscheidet, so dass die endgültigen Schnittebenen nur annähernd den gleichen Abstand zueinander aufweisen. Bei einigen Zahnpositionen konnte im apikalen Bereich keine weitere Schnittebene im gleichen Abstand zu den anderen gelegt werden. In diesen Fällen wurde eine Schnittebene im halben Abstand gelegt, um möglichst viel der Zahnhöhe zu erfassen. Diese Schnittebenen wurden mit „...5“ nummeriert.

Für das Material von *Mylagaulus elassos* musste eine andere Methode gewählt werden, da hier aufgrund des geringen Kontrasts von Schmelz und Dentin nur der interne Bereich der Infundibula rekonstruiert wurde. Da es sich bei dem Material mit einer Ausnahme (UF 32050) um einzelne Zahnpositionen handelt, konnte in VGStudio Max ein Oberflächenmodell des gesamten Zahns erstellt werden, der für die Festlegung der Schnittebenen diente. Die Schnittebenen zeigen das Objekt in Grauwerten, wie es bei den einzelnen Bildern der erstellten Bilderstapel der Fall ist. Schmelz und Dentin wurden später schwarz eingefärbt.

Eine Übersicht über alle erstellten Schnittebenen ist im Anhang zu finden (**Abb. A 1 bis Abb. A 25**).

Da die einzelnen Zahnpositionen in unterschiedlichen Abkaustadien vorliegen und dementsprechend Schnittebene 1 des M1 nicht Schnittebene 1 des M3 entspricht,



**Abb. 3-50:** Ungefähre Lage und Position der erstellten Schnittebenen am Beispiel des M2 von ZMH 3572 *Cuniculus paca* in mesialer Ansicht.

wurden die Schnittebenen zum besseren Vergleich anhand des Musters aus Schmelzfalten und -inseln korreliert. Ein ähnliches System ist in einer Arbeit von van Weers (1990) zu finden, allerdings bezieht er sich ganz speziell auf die Bezahnung von Hystricidae und damit auf die genaue Anzahl der vorhandenen Schmelzinseln. Des Weiteren trennt er in seinen Abkaustadien obere und untere Bezahnung. Die in dieser Arbeit aufgestellten Abkaustadien sind auf Vertreter unterschiedlicher Familien anzuwenden, außerdem wäre ein Vergleich von Ober- und Unterkieferbezahnung möglich. Die in dieser Arbeit definierten Abkaustadien beziehen sich auf das Vorhandensein von Flexus/Flexiden, einer Mischung aus Flexus/Flexiden und Fossetten/Fossettiden oder nur noch Fossetten/Fossettiden. Dadurch ergaben sich acht unterschiedliche Kategorien, die als Stadium A bis Stadium H bezeichnet wurden (**Tab. 3-5**). In der Regel treten die Abkaustadien während der Abkautung in dieser Reihenfolge auf, wobei Stadien durchaus auch vertauscht oder übersprungen werden können. Mittels dieser Abkaustadien wurden die Schnittebenen aller Zahnpositionen einer Zahnreihe korreliert (**Tab. A 5** bis **Tab. A 16**).

**Tab. 3-5:** Unterschiedliche Abkaustadien von A-H und ihre Definition anhand des Musters der Okklusalfäche. Während der Abkautung werden nicht immer alle Stadien durchlaufen, so kann z.B. Abkaustadium E fehlen, da in manchen Arten einzelne Flexus/Flexide durchgehend mit dem äußeren Schmelzband verbunden sind. Beispiel: ZMH 3572 *Cuniculus paca*.

Abkaustadium	Definition	Beispiel
A	unangekaut bis wenig angekaut – Schnittebene zeigt noch nicht oder gerade so das penta- oder tetralophodonte Muster	
B	frühes Abkaustadium – alle Flexus/Flexide liegen noch als Einfaltungen vor	
C	ein oder zwei Flexus/Flexide sind bereits isoliert	
D	nur noch ein Flexus/Flexid ist noch ausgebildet / der Großteil der Flexus/Flexide ist bereits isoliert	
E	alle Flexus/Flexide liegen isoliert vor	
F	Verlust von zwei oder mehr Flexus/Flexiden, Reduktion abgespaltener Infundibula, starke Längenabnahme der Strukturen	
G	nur noch das äußere Schmelzband und ein Flexus/Flexid bzw. Fossette/Fossettid (meist das einzeln gelegene) ist vorhanden	
H	nur noch das äußere Schmelzband ist vorhanden	

### 3.2.5 Messung der Schmelzbandlänge

Um einen Einblick über die Änderung der Funktionalität der Schmelzbänder mit Änderung der Okklusalfäche bei zunehmender Abkautung, vor allem bei Aufspaltungen von bestimmten Elementen, zu erhalten, wurde die Länge der funktionellen Schmelzbänder auf den einzelnen erzeugten Schnittebenen gemessen und daraus die funktionelle

Strukturdichte („functional structural density“) nach Schmidt-Kittler (1984) ermittelt. Die Messung der Schmelzbandlänge erfolgte in dem Programm ImageJ (Vers. 1,46r). Hierfür wurden die mittels der 3D-Modelle erstellten Schnittebenen in Kaurichtung eingeregelt. Die Striationen wurden für jede einzelne Zahnposition untersucht und mittels Fotobinokular (Zeiss Stereomikroskop Axio Zoom V16 und Digitalkamera Axio-Cam HRc) festgehalten. Jede Schnittebene eines Zahns wurde nach den dazugehörigen Striationen per Augenmaß ausgerichtet. Dabei wurde davon ausgegangen, dass sich die Ausrichtung mit zunehmender Abkauung nicht grundlegend ändert. Eine Ausnahme hierbei bildete das Material von *Myiagaulus elassos*, von dem keine Striationen genommen werden konnten. In diesem Fall wurden die Schmelzkanten in einem Winkel von 90° ausgerichtet. Per Hand wurde jeweils die in Kaurichtung als erstes liegende Schmelzkante vermessen (**Abb. 3-51**). Dabei wurden Abschnitte des Schmelzbandes, die parallel zur Kaurichtung liegen, nicht gemessen, da diese für den Kauvorgang nur gering bis gar nicht relevant sind. Gemessen wurde jede Struktur einzeln (Falte bzw. Insel) sowie das umgebende Schmelzband. Die Ausgabe der Messwerte erfolgte in Tabellenform, die in eine Excel-Tabelle übertragen wurde. Anhand dieser Messdaten wurde der Gesamtwert aller Schmelzbänder auf einer Schnittebene errechnet. Die funktionelle Strukturdichte wird mit folgender Formel berechnet (Schmidt-Kittler 1984):

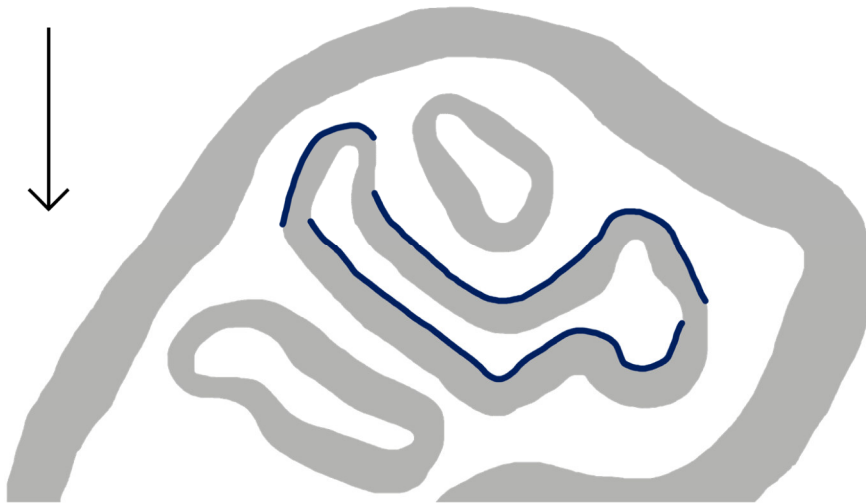
$$D_e = \frac{L_e^2}{4\pi F}$$

$D_e$ : funktionelle Strukturdichte

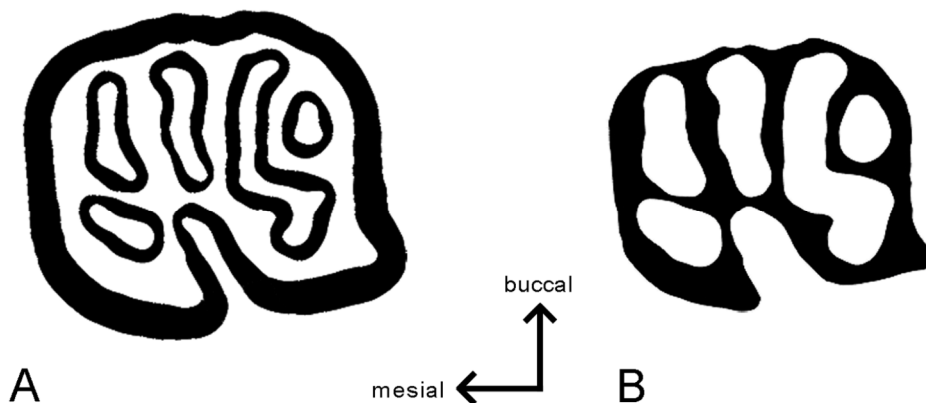
$L_e$ : funktionelle Schmelzbandlänge

$F$ : Okklusalfäche (Schmelz + Dentin)

Für die Flächenmessung der Schmelz- und Dentinbereiche wurde ebenfalls ImageJ verwendet. Dazu wurde, ausgehend von den erstellten Schnittbildern, der zu messende Bereich (Schmelz oder Dentin) mit Adobe Photoshop CS5 schwarz eingefärbt (**Abb. 3-52**), als eigenes Bild abgespeichert und dann in ImageJ geöffnet. Die bei der Flächenmessung ausgegebenen Werte wurden in eine Excel-Tabelle übertragen. Die berechneten Werte für die funktionelle Strukturdichte wurden ebenfalls in eine Excel-Tabelle eingetragen. Die funktionelle Strukturdichte der Backenbezahnung einer Kieferhälfte wurde gegen die vorher miteinander korrelierten Schnittebenen in einem Excel-Diagramm aufgetragen, um einen Überblick über die funktionelle Strukturdichte mit zunehmender Abkauung zu erhalten.



**Abb. 3-51:** Darstellung der Messstrecken für die Schmelzbandlänge (blau). Die parallel zur Kaurichtung orientierten Schmelzbänder wurden dabei nicht mitgemessen. Der Pfeil gibt die Bewegungsrichtung des Antagonisten während des Kaugangs an.



**Abb. 3-52:** Anteil von Schmelz (A) und Dentin (B) von Schnitt 2 des M2 von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* und Grundlage der Flächenmessungen in ImageJ.

Da die Backenbezahnung von STIPB M 3346 *Castor canadensis* selbst bei den angekauten Zahnpositionen nach apikal noch nicht vollständig ausgebildet war, wurden die Schnittebenen von STPB M 3346 *Castor canadensis* und STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* miteinander korreliert und die funktionelle Strukturdichte von beiden Individuen in ein Diagramm aufgetragen, um einen Überblick der funktionellen Strukturdichte mit zunehmender Abkautung über die gesamte Zahnhöhe zu erhalten. Dieses wurde sowohl für den Ober- wie auch den Unterkiefer durchgeführt.

Die Ergebnisse für die Längen- und Flächenmessung sowie die funktionelle Strukturdichte sind im **Anhang B** auf der CD-ROM zu finden.

### 3.2.6 Winkelmessung der Schmelzbänder

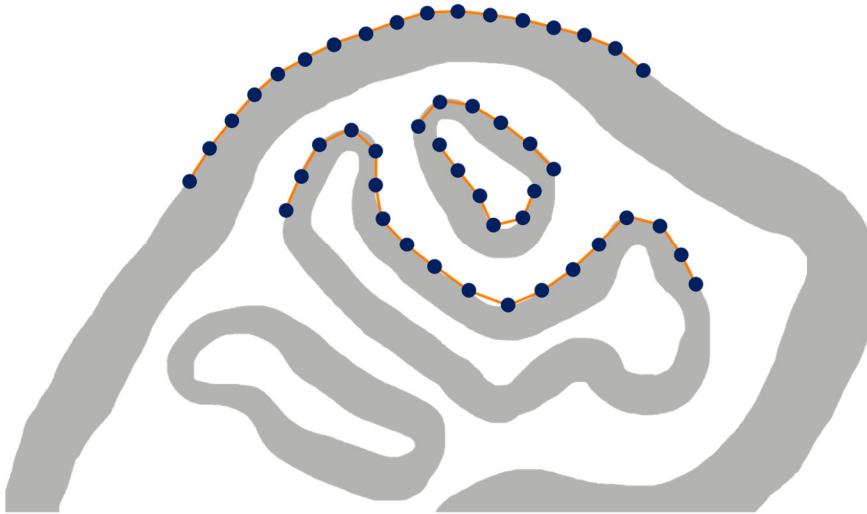
Um die Position der Schmelzkanten zur Kaurichtung und vor allem Änderungen ihrer Position mit zunehmender Abkauung und der Veränderung des Musters der Okklusalfäche zu bestimmen, wurden die Winkel der Schmelzkanten in Bezug zur Kaurichtung vermessen. Diese Messungen erfolgten in dem Programm ArcView GIS 3.2 von ESRI.

Dazu wurden die anhand der 3D-Modelle erstellten Schnittebenen zunächst einzeln mit Adobe Photoshop CS5 bearbeitet. Zunächst wurde der Zahn so eingeregelt, dass die obere Bildkante die Richtung darstellt, aus der der Antagonist auf den untersuchten Zahn trifft (bei der Unterkieferbezahnung weist mesial nach oben, beim Oberkiefer liegt distal am oberen Bildrand). Zusätzlich erfolgte eine Einregelung des Zahns anhand der Striationen, so dass diese im rechten Winkel zu der oberen Bildkante (also parallel zu der Bewegungsrichtung des Antagonisten) stehen. Damit sind alle Schmelzkanten so ausgerichtet, wie sie es während des Kauvorgangs auch sind. Um die Ergebnisse besser miteinander vergleichen zu können, wurden alle Zahnpositionen auf die linke Kieferhälfte gespiegelt.

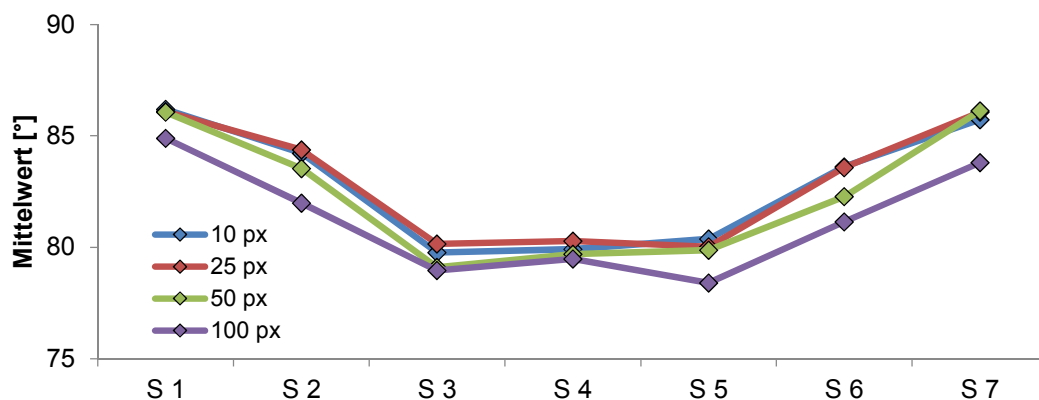
Die eingeregelten Schnittebenen wurden als Schwarz-Weiß-Dateien erstellt (Weiß: Schmelz, Schwarz: Hintergrund; Dentin, Zement und umgebender Knochen werden auf den Schnittebenen nicht dargestellt), alle auf die gleiche Größe gebracht (4400 x 3400 Pixel) und in Ein-Bit-bmp Dateien umgewandelt, da das Programm ArcView GIS 3.2 nur dieses Format bearbeiten kann.

Das Programm ArcView GIS 3.2 ist ursprünglich ein Verarbeitungssystem für Geodaten. Mit einem eigens dafür angefertigten Skript ist es aber in der Lage, die Winkel der Schmelzbänder zu messen (geschrieben von Andreas Musolff, Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung Leipzig, zur Verfügung gestellt von Daniela Winkler, vormals Centrum für Naturkunde Hamburg, die diese Methode für Perissodactyla und Cetartiodactyla angewendet hat (Winkler 2015)). Dazu werden in einem vorher festgelegten Abstand, der manuell in dem Programm eingestellt und geändert werden kann, Punkte entlang der Schmelzkante, die in Kaurichtung (also von der oberen Bildkante aus) als erstes liegt, gesetzt. Diese Punkte werden dann mit Linien verbunden und der Winkel dieser Linien in Bezug zur Kaurichtung gemessen (**Abb. 3-53**). Das Programm misst immer nur jeweils die erste Schmelzkante, also die, die für den Kauvorgang relevant ist. Die nachfolgende Schmelzkante wird ignoriert.

Die Datenausgabe erfolgt in einem Tabellenformat. Aufgelistet werden die möglichen



**Abb. 3-53:** Schematische Darstellung der Messmethode für die Erfassung der Schmelzbandwinkel. In einem festgelegten Abstand werden entlang der Schmelzkante Punkte gesetzt (blau). Diese wiederum werden mit Linien verbunden (orange), die Winkelmessung erfolgt dann anhand dieser Linien.



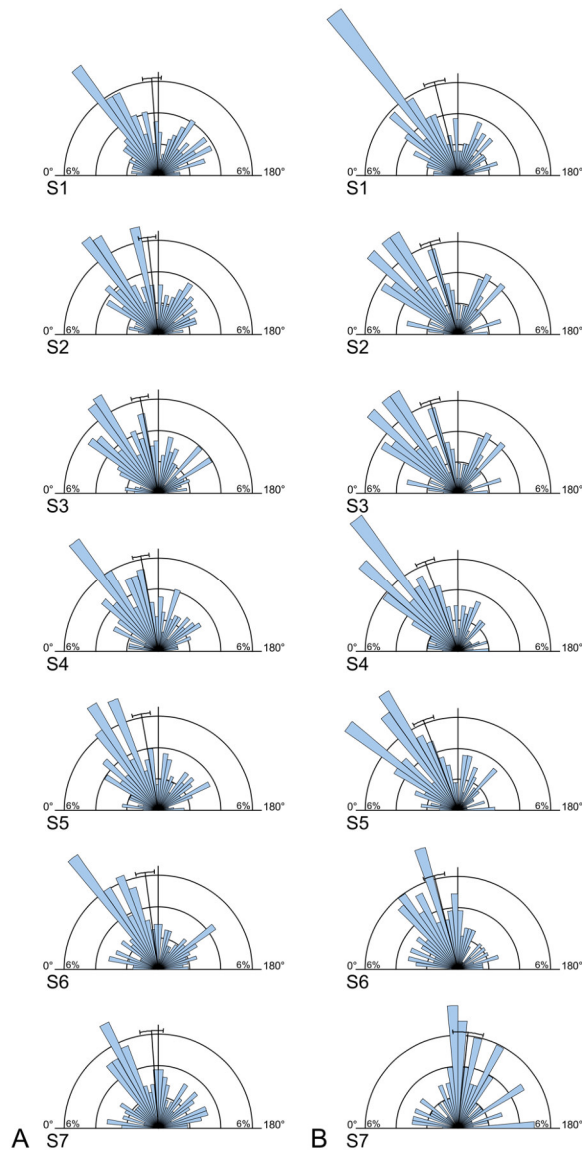
**Abb. 3-54:** Übersicht über den Mittelwert der Schmelzbandwinkel des M2 von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* bei verschiedenen Messabständen mit zunehmender Abkantung. S: Schnittebene.

Winkel (von 0 bis 180°) und ihre Häufigkeit auf den jeweiligen Schnittebenen. Diese Tabelle kann dann zur weiteren Verarbeitung verwendet werden.

Um einen geeigneten Abstand für die gesetzten Punkte zu finden, wurde eine Zahnposition (M2 von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*) mehrmals in ArcView GIS 3.2 gemessen, jeweils mit einem Abstand der Punkte von 10, 25, 50 und 100 Pixeln (**Abb. 3-54**). Da sich die Ergebnisse des Mittelwerts bei 10, 25 und 50 Pixeln nicht groß unterscheiden, die Messdauer des Programms bei geringerem Abstand aber deutlich zunimmt, wurde ein Abstand von 50 Pixeln gewählt.

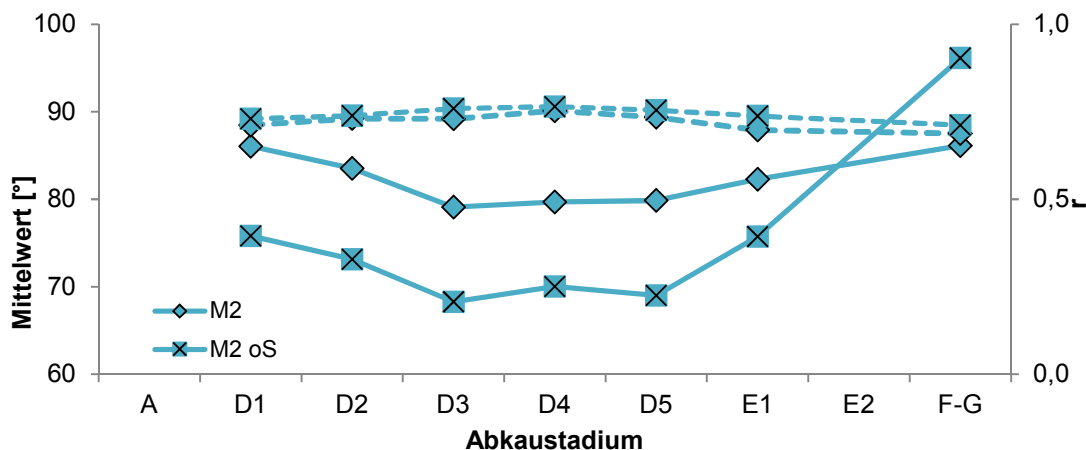
Um einen Überblick über den Einfluss des äußeren Schmelzbandes bzw. der internen





**Abb. 3-55:** Ergebnisse der Winkelverteilung der Schmelzkanten des M2 von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* mit (A) und ohne (B) äußeres Schmelzband.

Strukturen auf die Winkelverteilung zu bekommen, wurde testweise eine Zahnposition (ebenfalls der M2 von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*) ohne äußeres Schmelzband gemessen und mit den Ergebnissen mit äußerem Schmelzband verglichen. Dabei ergab sich ohne äußeres Schmelzband eine ähnliche Winkelverteilung wie mit äußerem Schmelzband. Die Winkelverteilung der Schmelzkanten liegt mit der größten Häufigkeit in einem Wertebereich von etwa 50° (Abb. 3-55). Auch der zweite Peak etwa 90° dazu versetzt ist zu finden. Diese Ähnlichkeiten sind in allen Schnittebenen mit Ausnahme von Schnittebene 7 zu finden. Hier liegt der Wertebereich mit der größten Häufigkeit nicht bei etwa 50°-60°, sondern um die 90°.



**Abb. 3-56:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und  $r$  (gestrichelte Linie) der Winkelverteilung der Schmelzkanten des M2 von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* mit und ohne äußerem Schmelzband (oS) mit zunehmender Abkautung.

Ein Vergleich der Mittelwerte zeigt deutlich stärkere Schwankungen bei der Messung ohne äußeres Schmelzband (**Abb. 3-56**). Ohne äußeres Schmelzband variiert der Winkel von  $68^{\circ}$ - $96^{\circ}$ , mit äußerem Schmelzband nur von  $79^{\circ}$ - $86^{\circ}$  (**Anhang C CD-ROM Tab. C 7 & Tab. C 10**). Grundsätzlich zeigt der M2 ohne äußeres Schmelzband niedrigere Werte als mit demselben. Eine Ausnahme bildet die letzte Schnittebene, in der der Mittelwert stark ansteigt. Trotz der unterschiedlichen Werte zeigen beide Graphen aber den gleichen Verlauf (**Abb. 3-56**). Die Werte von  $r$  sind in beiden Fällen etwa identisch bei etwa 0,7 bis 0,75, wobei die Werte mit äußerem Schmelzband tendenziell leicht höher liegen (**Abb. 3-56, Anhang C CD-ROM Tab. C 7 & Tab. C 10**).

Die statistische Auswertung ohne äußeres Schmelzband ergibt nach Rao's Spacing Test und Rayleigh-Test keine uniforme Verteilung. Eine von-Mises Verteilung ist nach dem Watson's  $U^2$  Test in Schnittebene 6 und Schnittebene 7 ohne äußeres Schmelzband gegeben. In beiden Fällen liegt  $U^2$  unterhalb der Schwelle von 0,187 (**Anhang C CD-ROM Tab. C 10**). Die Ähnlichkeiten der aufeinanderfolgenden Schnittebenen nach Watson's  $U^2$  Test zeigt nur in Schnittebene 7 einen signifikanten Unterschied zu Schnittebene 6 (**Anhang C CD-ROM Tab. C 11**). Auf Ähnlichkeiten der Mittelwerte nach dem Watson-Williams F-Test konnten aufgrund der ansonsten nicht vorhandenen von-Mises-Verteilung nur in Schnittebene 6 und Schnittebene 7 getestet werden, die sich signifikant unterscheiden (**Anhang C CD-ROM Tab. C 11**).

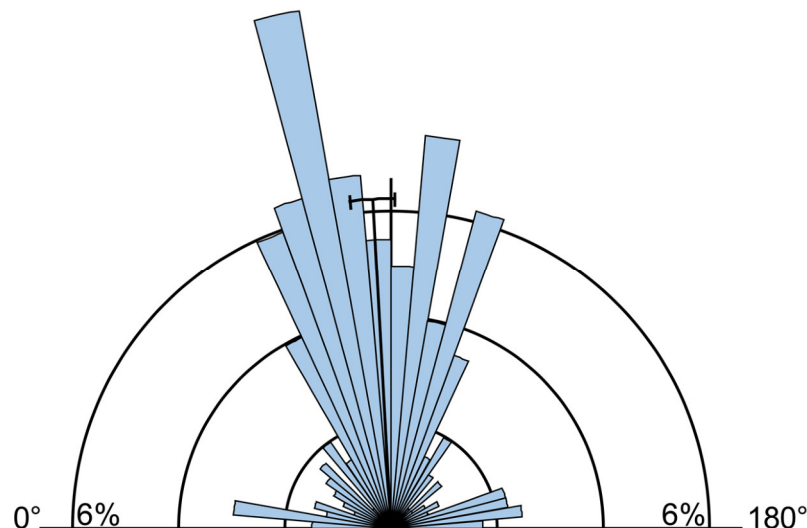
Der Watson's  $U^2$  Test auf Ähnlichkeiten der einzelnen Schnittebenen mit und ohne äußeres Schmelzband zeigt signifikante Unterschiede in Schnittebene 3, Schnittebene 4 und Schnittebene 7. In diesen Fällen liegt  $U^2$  oberhalb der Schwelle von 0,187 (**Anhang**

**C CD-ROM Tab. C 12).** In Schnittebene 1, Schnittebene 2, Schnittebene 5 und Schnittebene 6 liegen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Datensätzen mit und ohne äußerem Schmelzband vor. Trotzdem sollten die Datensätze, in denen ein Teil des äußeren Schmelzbandes fehlt, mit Vorsicht betrachtet werden.

Alle Messergebnisse der Schmelzbandwinkel, mit unterschiedlichen Messabständen sowie ohne äußeres Schmelzband sind im **Anhang D** auf der CD-ROM zu finden.

### 3.2.7 Darstellung der Winkelverteilung

Die Darstellung der von ArcView GIS 3.2 gegebenen Winkelverteilung erfolgte in dem Programm Oriana 4 (Kovach Computing Services). Dieses Programm wurde speziell für die Verarbeitung (Darstellung sowie statistische Analysen) von zirkulären Daten entwickelt. Dazu werden die Daten in Tabellenform in Oriana eingegeben. Diese kann Oriana in Form von Richtungsrosen darstellen, wobei die Orientierung der Balken den Winkel und die Länge der Balken die Häufigkeit dieses Winkels darstellt (**Abb. 3-57**). Das Layout dieser Richtungsrosen, wie die Schriftgröße oder die Farbe der Balken, kann in Oriana, aber auch je nach Speicherformat nachträglich in Grafikprogrammen geändert werden.



**Abb. 3-57:** Von Oriana ausgegebene Richtungsrose, die die Verteilung der Schmelzbandwinkel darstellt, hier am Beispiel von Schnittebene 1 des M1 von ZMH 3572 *Cuniculus paca*. Die Orientierung der Balken innerhalb der Rose gibt die Richtung an, die Länge der Balken die Häufigkeit in Prozent, mit der dieser Winkel auftritt. Jeder Balken stellt eine Spanne von 5° dar. Da in diesem Fall der Winkel der Schmelzbänder im Verhältnis zur Kaurichtung gemessen wurde, treten nur Werte von 0°-180° auf. Dabei bedeuten die Werte 0° und 180° eine parallele, Werte um 90° eine senkrechte Orientierung der Schmelzbänder zur Kaurichtung.

### 3.2.8 Statistische Auswertung der Winkelverteilung

Neben der graphischen Darstellung der Winkelverteilung bietet Oriana auch die Möglichkeit der statistischen Auswertung. Dazu sind mehrere statistische Analysen gegeben, die angewählt werden können. Zu erwähnen sei hier, dass es sich um zirkuläre Statistik handelt, da es sich bei der Datengrundlage um Winkel handelt. Daher müssen zu der linearen Statistik leicht unterschiedliche Methoden verwendet werden. So würde schon die Berechnung des Mittelwerts mit den üblichen Methoden bei Winkelwerten zwischen z.B.  $350^\circ$  bis  $10^\circ$  zu einem völlig falschen Ergebnis führen (Fisher 1993). Häufig werden in der zirkulären Statistik dieselben Grundlagen wie in der linearen Statistik verwendet, allerdings an zirkuläre Daten angepasst. Der erste wichtige Punkt ist hierbei die Verteilung der Messwerte auf dem Kreis. Die Verteilung kann uniform sein, also alle Messwerte gleich häufig und gleichmäßig auf die Kreisbahn verteilt. Eine nicht-uniforme Verteilung bedeutet eine Konzentration um bestimmte Messwerte. Dabei kann zwischen unimodaler (um einen Wert konzentriert) und multimodaler Verteilung (z.B. bimodal, konzentriert um zwei unterschiedliche Werte) (Fisher 1993) unterschieden werden. Eine typische Verteilung für zirkuläre Daten ist die von-Mises-Verteilung, oder auch zirkuläre Normalverteilung, ähnlich wie die Normalverteilung für lineare Daten. Die von-Mises-Verteilung ist unimodal und die Werte symmetrisch um den Mittelwert verteilt (Fisher 1993).

Grundlagen für die statistischen Auswertungen sind bestimmte Parameter, wie der Mittelwert der Winkelverteilung ( $\mu$ ), die Länge des Vektors dieses Mittelwerts ( $r$ ), der Median, der Konzentrationsparameter ( $\kappa$ ), die Varianz, die Standardabweichung und Konfidenzintervalle für den Mittelwert, die von Oriana automatisch berechnet werden. Die Länge des Mittelwertvektors  $r$  liegt zwischen 0 und 1, je größer  $r$ , desto näher sind die Messwerte um den Mittelwert verteilt. Der Konzentrationsparameter hängt mit  $r$  zusammen und gibt Informationen über die Konzentration der Verteilung um den Mittelwert, ähnlich wie  $r$ . Für  $\kappa \rightarrow 0$  tendiert die Verteilung zu einer uniformen Verteilung, bei Werten von  $\kappa \rightarrow \infty$  sind die Werte stark um einen Punkt, den Mittelwert, konzentriert (Fisher 1993). Je höher  $\kappa$ , desto besser ist die Konzentration.

Zu einem besseren Vergleich der Daten in den unterschiedlichen Schnittebenen wurden  $\mu$  und  $r$  in Microsoft Excel in Liniendiagrammen graphisch dargestellt. Der Mittelwert wurde stellvertretend ausgewählt, da die anderen berechneten Parameter (wie  $r$  und  $\kappa$ ) anhand des Mittelwerts berechnet werden. Außerdem weisen der Mittelwert und der Median in einem direkten Vergleich zwar leicht unterschiedliche Werte auf, zeigen aber

insgesamt über die verschiedenen Schnittebenen einen ähnlichen Verlauf, so dass die graphische Darstellung eines dieser Werte ausreichen sollte. Ähnlich verhält es sich mit der Länge des Mittelwertvektors  $r$  und dem Konzentrationsparameter  $\kappa$ . Der Konzentrationsparameter hängt direkt mit  $r$  zusammen und eignet sich zwar für einen direkten Vergleich, ist aber allein für sich wenig aussagekräftig, da  $\kappa$  zwischen 0 und  $\infty$  liegen kann. Da  $r$  dagegen in einer Spanne von 0 und 1 liegt, ist auch ein einzelner Wert ohne Vergleich aussagekräftig (Fisher 1993, Kovach Computing Services 2011). Außerdem wird für die Berechnung von  $\kappa$  davon ausgegangen, dass eine von-Mises-Verteilung vorliegt (Kovach Computing Services 2011). Wenn in den vorliegenden Datensätzen keine von-Mises-Verteilung vorliegt, ist dieser Parameter nicht aussagekräftig. Ähnlich verhält es sich für die von Oriana berechnete Standardabweichung sowie die Konfidenzintervalle. Auch diese werden unter Einbezug von  $\kappa$  berechnet und daher für die weitere Auswertung außer Acht gelassen.

Neben der einfachen Ausgabe bestimmter Parameter können mittels Oriana statistische Tests durchgeführt werden, sowohl an einem einzelnen Datensatz als auch an mehreren Datensätzen zum Vergleich. Die hier verwendeten Tests sollen im Folgenden kurz beschrieben werden.

Der Grenzwert für die einzelnen Parameter kann in den meisten Fällen aus Tabellen aus der Literatur entnommen werden (z.B. Fisher 1993, Mardia & Jupp 2000). Für das Signifikanzlevel  $p$  wird hier ein Wert von 0,05 angenommen.

#### Rao's Spacing Test

Testet auf uniforme Verteilung, indem es den Abstand einzelner Punkte auf einer Kreisbahn zueinander überprüft. Dazu werden zwei Parameter berechnet,  $U$  und die Wahrscheinlichkeit  $p$ . Bei einer uniformen Verteilung müsste der Abstand aller Punkte zueinander etwa gleich sein (Mardia & Jupp 2000, Kovach Computing Services 2011). Bei zu großen Werten für  $U$  und  $p$  unterhalb des Signifikanzlevels wird die Nullhypothese einer uniformen Verteilung abgelehnt (Kovach Computing Services 2011). Der Grenzwert für  $U$  kann aus der Literatur (Appendix 2.9 in Mardia & Jupp 2000) entnommen werden.

#### Rayleigh-Test

Überprüft den Datensatz, ob eine uniforme (Nullhypothese) oder unimodale Verteilung vorliegt. Dabei werden die Parameter  $Z$  und die Wahrscheinlichkeit  $p$  berechnet. Wenn  $Z$  zu groß und  $p$  kleiner als das Signifikanzlevel ist, wird die Nullhypothese abgelehnt und

die Daten sind unimodal verteilt (Fisher 1993, Kovach Computing Services 2011). Da  $Z$  aus der Anzahl der Messungen und der Länge des Mittelwertvektors  $r$  berechnet wird, ergibt sich kein fester Grenzwert für  $Z$ , vielmehr muss  $Z$  in Verbindung mit der Anzahl der Messungen betrachtet werden. Voraussetzung für die Anwendung des Rayleigh-Tests ist allerdings eine gegebene von-Mises-Verteilung (Mardia & Jupp 2000).

#### Watson's $U^2$ -Test

Testet je nach Variante auf uniforme oder von-Mises-Verteilung (Kovach Computing Services 2011). Die Nullhypothese (uniform oder von-Mises) wird abgelehnt, wenn  $U^2$  zu groß ist (Fisher 1993, Kovach Computing Services 2011). Die Schwelle von  $U^2$  kann aus der Literatur (Tabelle A.8 in Fisher 1993) entnommen werden. Bei bekannten Werten für  $\mu$  und  $\kappa$  und einem Signifikanzlevel von 0,05 liegt die Schwelle für  $U^2$  bei 0,187 (Fisher 1993).

Neben statistischen Analysen einzelner Datensätze können auch mehrere Datensätze miteinander verglichen werden (sog. Multisample Tests). Dabei werden immer zwei Datensätze direkt miteinander verglichen. Voraussetzung hierfür ist, dass die Daten nicht uniform verteilt sind (Kovach Computing Services 2011).

#### Watson's $U^2$ -Test

Als Multisample Test können zwei Datensätze verglichen werden. Dabei wird als Nullhypothese davon ausgegangen, dass sich die Datensätze ähneln (Kovach Computing Services 2011). Zu große Werte für  $U^2$  und  $p$  unterhalb des Signifikanzlevels führt zur Ablehnung der Nullhypothese. In welchen Parametern sich die Datensätze unterscheiden, kann durch den Test nicht festgemacht werden (Kovach Computing Services 2011).

#### Watson-Williams F-Test

Untersucht, ob sich der Mittelwert mehrerer Datensätze signifikant voneinander unterscheidet. Hierbei kann je paarweise oder sämtliche Datensätze auf einmal getestet werden (Kovach Computing Services 2011). Voraussetzung ist eine zugrundeliegende von-Mises-Verteilung und Werte für  $\kappa > 2$  (Fisher 1993). Die Nullhypothese geht davon aus, dass die Mittelwerte gleich sind. Berechnet werden die Parameter  $F$  und  $p$ . Bei  $p$  unterhalb des Signifikanzlevels wird die Nullhypothese abgelehnt, bei Werten oberhalb

berechnet Oriana 4 automatisch den gemeinsamen Mittelwert der getesteten Datensätze (Kovach Computing Services 2011).

Die hier bearbeiteten Daten wurden zuerst als einzelne Datensätze getestet. Zuerst wurden die Daten auf Uniformität getestet und dafür sowohl Rao's Spacing Test als auch der Rayleigh-Test verwendet. Um die Datensätze auf die von-Mises-Verteilung zu überprüfen, wurde der Watson's  $U^2$  Test mit Nullhypothese von-Mises-Verteilung durchgeführt.

Als nächstes wurden die aufeinanderfolgenden Schnittebenen einer Zahnposition auf signifikante Unterschiede getestet. Für einen generellen Vergleich wurde der Watson's  $U^2$  Test verwendet. Um eventuelle signifikante Unterschiede des Mittelwerts zu erkennen, wurde der Watson-Williams F-Test durchgeführt. Dieser konnte allerdings nur für die Datensätze verwendet werden, bei denen der Watson's  $U^2$  Test eine von-Mises-Verteilung anzeigt. Die Optionen zum Vergleich des Mittelwerts in anderen als von-Mises-Verteilungen wird bei Oriana 4 leider nicht angegeben.

Sämtliche Ergebnisse für die statistische Auswertung der Winkelverteilung sind in **Anhang C** auf der CD-ROM zu finden.

### **3.2.9 Fehlerbestimmung**

#### **3.2.9.1 Festlegung der Schnittebenen**

Da aufgrund der Krümmung vieler hypsodonter Zähne nicht genau gesagt werden kann, ob die erstellten Schnittebenen realistische Darstellungen von zukünftigen Kauflächen sind, wurde exemplarisch an einer Schnittebene von einem Individuum eine Serie von variierenden Schnittebenen erstellt. Dazu wurde nach der Erstellung der Schnittebenen in VGStudio Max Schnittebene 3 des M2 von ZMH 7515 *Hystrix indica* jeweils um  $-10^\circ$ ,  $-5^\circ$ ,  $5^\circ$  und  $10^\circ$  um die x-Achse, die y-Achse sowie gleichzeitig um die x- und die y-Achse geneigt. Die so entstandenen Schnittebenen befinden sich alle etwa in derselben Position am Zahn, schneiden diesen allerdings in unterschiedlichen Winkeln. Um zu überprüfen, wie weit sich die geneigten Schnittebenen von der ursprünglich erzeugten Schnittebene unterscheiden, wurden die selben Methoden angewendet (Messung Schmelzbandlänge und -winkel) und die Ergebnisse mit den ursprünglichen Ergebnissen verglichen. Auf die Auswirkung der geneigten Schnittebenen auf die

Längen- bzw. Winkelmessung wird in **Kapitel 3.2.9.4 Fehlerrechnung funktionelle Strukturdichte** und **3.2.9.5 Fehlerrechnung Winkelverteilung** eingegangen. Die Messergebnisse der geneigten Schnittebenen sind auf CD-ROM im **Anhang B, Tab. B 64 bis Tab. B 66** und **Anhang D** zu finden.

### 3.2.9.2 Festlegung der Kaurichtung

Sowohl für die funktionelle Strukturdichte als auch für die Winkelmessung der Schmelzbänder wurden die Schnittebenen anhand von Striationen in die Kaurichtung ausgerichtet. Da nicht sicher gesagt werden kann, dass die Einregelung der Schnittebenen hundertprozentig der natürlichen Kaurichtung entspricht (so sind z.B. auf der Okklusalfäche oft Striationen zu finden, die eine leicht unterschiedliche Orientierung aufweisen) und um mögliche Änderungen der Kaurichtung mit zunehmender Abkauung abzudecken, wurde exemplarisch eine Schnittebene (S 3 des M2 von ZMH 7515 *Hystrix indica*) jeweils um -10°, -5°, 5° und 10° zur angenommenen Kaurichtung gedreht. Die so entstandenen neuen Schnittebenen wurden, wie auch schon die vorher erstellten geneigten Schnittebenen, wie die ursprünglichen Schnittebenen bearbeitet. Das Ergebnis der geneigten Schnittebenen und die Auswirkung auf die Längen- und Winkelmessung ist in **Kapitel 3.2.9.4 Fehlerrechnung funktionelle Strukturdichte** und **3.2.9.5 Fehlerrechnung Winkelverteilung** zu finden. Die Ergebnisse dazu finden sich auf CD-ROM im **Anhang B** in **Tab. B 67** und **Anhang D**.

### 3.2.9.3 Messabweichungen

Um die sich ergebenden Messfehler zu quantifizieren, wurde die Messung der Schmelzbandlänge und die sich daraus ergebende funktionelle Strukturdichte an einer Schnittebene eines Individuums mehrfach wiederholt (insgesamt 10 Mal). Dazu wurde ebenfalls Schnittebene 3 des M2 von ZMH 7515 *Hystrix indica* gewählt. Da die Flächenberechnungen von Schmelz und Dentin automatisch durch das Programm ImageJ erfolgten und das Programm stets mit denselben Parametern arbeitet, wurde in diesem Fall auf Messwiederholungen verzichtet. Die Ergebnisse der wiederholten Messungen lassen sich auf CD-ROM in **Anhang B** in **Tab. B 63** finden.



### 3.2.9.4 Fehlerrechnung funktionelle Strukturdichte

Aus den Messergebnissen der geneigten Schnittebenen und der gedrehten Kaurichtung sowie der Messwiederholung wurde jeweils die Standardabweichung (SD) berechnet. Die Standardabweichung für die Schmelzbandlänge ergibt sich nach folgender Formel (Ramm 1982):

$$SD = \sqrt{\frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (x_i - MW)^2}$$

$x_i$ : Messwert

MW: arithmetisches Mittel

$n$ : Anzahl der erfolgten Messungen

Dabei wurde jeweils die Standardabweichung der einzelnen gemessenen Elemente ermittelt. Die gesamte Schmelzbandlänge ergibt sich aus Addition der einzelnen Elemente. Somit wird auch die Standardabweichung für die gesamte Schmelzbandlänge aus der für die einzelnen Elemente mittels Addition errechnet (Puente León 2015).

Für die Fehlerbestimmung der funktionellen Strukturdichte ( $\Delta D_e$ ) bei Messwiederholung ging die Standardabweichung mittels Fehlerfortpflanzung bei Verwendung einer Variablen nach folgender Formel ein (Grabe 2011):

$$\Delta y = \frac{\delta y}{\delta x} \Delta x$$

Bezogen auf die hier verwendete Formel der funktionellen Strukturdichte ergeben sich folgende partielle Ableitungen für  $L_e$ :

$$D'_e(L_e) = \frac{L_e}{4\pi F}$$

Angewendet auf die Formel für die funktionelle Strukturdichte ergibt sich damit:

$$\Delta D_e = \frac{L_e}{4\pi F} \Delta L_e$$

$L_e$ : funktionelle Schmelzbandlänge

$F$ : Okklusalfäche (Schmelz + Dentin)

Für die Bestimmung des Fehlers der funktionellen Strukturdichte bei Winkeländerungen der Schnittebene und der Kaurichtung wurde ebenfalls die Standardabweichung der funktionellen Gesamtlänge des Schmelzbandes ( $\Delta L_e$ ) berechnet. Da sich durch die

Neigungen der Schnittebene auch unterschiedliche Werte für die Okklusalfäche ergeben, wurde auch hier die Standardabweichung der Okklusalfäche ( $\Delta F$ ), bestehend aus Schmelz und Dentin, berechnet. Da jetzt zwei Variablen ( $L_e$  und  $F$ ) in die Berechnung der Standardabweichung der funktionellen Strukturdichte eingehen, wird dafür folgende Formel verwendet (Ramm 1982):

$$\Delta y = \sqrt{\sum_{i=1}^n \left(\frac{\partial y}{\partial x_i}\right)^2 \Delta x_i^2}$$

Bezogen auf die hier verwendete Formel der funktionellen Strukturdichte ergeben sich folgende partielle Ableitungen für  $L_e$  und  $F$ :

$$D'_e(L_e) = \frac{L_e}{4\pi F}$$

$$D'_e(F) = -\frac{L_e^2}{4\pi F^2}$$

Damit ergibt sich die Standardabweichung für die funktionelle Strukturdichte wie folgt:

$$\Delta D_e = \sqrt{\left(\frac{L_e}{2\pi F}\right)^2 \Delta L_e^2 + \left(-\frac{L_e^2}{4\pi F^2}\right)^2 \Delta F^2}$$

Nach Verwendung der oben genannten Formeln ergaben die Wiederholungen der Messungen der funktionellen Schmelzbandlänge anhand Schnittebene 3 des M2 von ZMH 7515 *Hystrix indica* eine Standardabweichung (mittleren Fehler) von 0,89 mm. Damit ergibt sich ein Fehler für die funktionelle Strukturdichte von 0,07. Die Ergebnisse sind in **Abb. 3-58 & Tab. 3-6** zu finden.

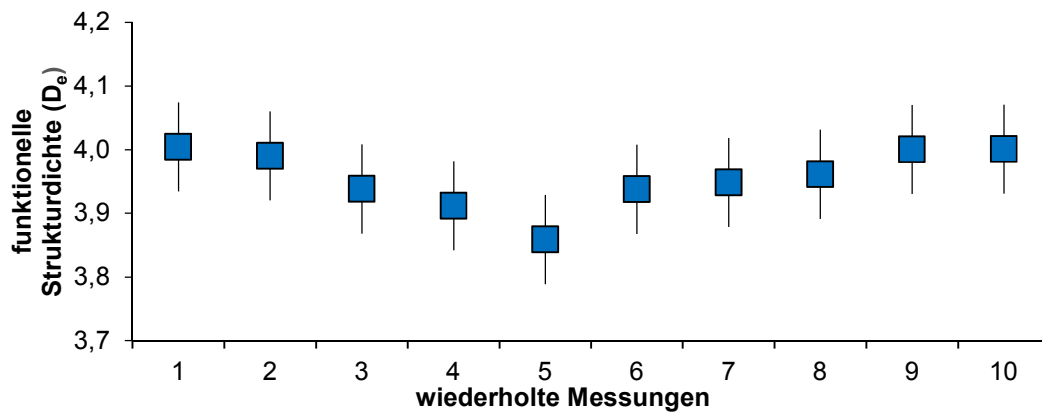
Die Standardabweichung der funktionellen Strukturdichte bei Änderung der Schnittebenen oder der Kaurichtung unter Einbezug der Ergebnisse der Messwiederholung beträgt 0,17 mm. Die Ergebnisse sind in **Abb. 3-59 & Tab. 3-7** zu finden.

**Tab. 3-6:** Ergebnisse der Messwiederholung und die Standardabweichung (SD) für  $L_e$  sowie  $D_e$  nach Berechnung mittels der Formel für eine Variable. Die restlichen Messergebnisse für die Längen- sowie Flächenmessung sind auf CD-ROM im **Anhang B** in **Tab. B 63** zu finden. FS: Fossette; FX: Flexus; SB: umgebendes Schmelzband.

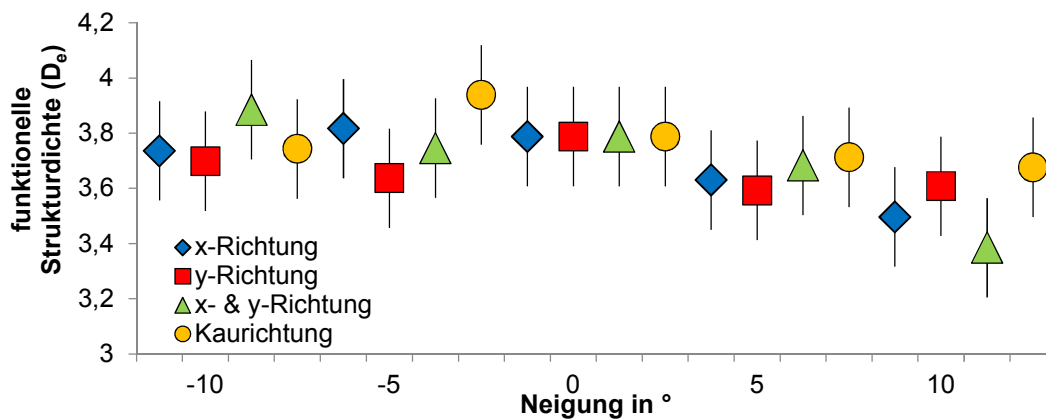
$L_e$ [mm]											SD $L_e$
<b>FX IV / FS 4</b>											
distal	1,43	1,71	1,59	1,45	1,52	1,55	1,46	1,48	1,61	1,52	0,09
mesial	0,99	0,95	0,87	0,94	0,94	0,94	0,98	0,91	0,93	0,94	0,03
<b>FX III / FS 3</b>											
distal	4,95	4,94	4,89	4,83	4,53	4,68	4,82	4,95	4,91	4,93	0,14
mesial	4,39	4,358	4,42	4,31	4,29	4,36	4,43	4,35	4,34	4,32	0,05
<b>FX II / FS 2</b>											
distal	3,05	3,08	2,91	2,82	2,80	3,04	3,04	3,03	3,06	3,01	0,10
mesial	2,50	2,46	2,43	2,44	2,41	2,50	2,41	2,45	2,35	2,46	0,04
<b>FX V / FS 5</b>											
distal	4,09	4,22	4,08	4,10	4,03	4,16	4,13	4,17	4,13	4,16	0,05
mesial	3,12	2,93	2,99	2,99	2,92	3,01	3,01	2,94	2,97	2,94	0,06
<b>FX I / FS 1</b>											
distal	2,20	2,19	2,15	2,19	2,19	2,17	2,12	2,06	2,27	2,18	0,05
mesial	1,39	1,39	1,41	1,35	1,40	1,35	1,34	1,32	1,35	1,38	0,03
<b>SB</b>											
distal	11,86	11,68	12,08	11,96	12,15	11,97	11,96	12,02	12,15	12,17	0,15
mesial	10,47	10,44	10,19	10,47	10,33	10,30	10,39	10,47	10,34	10,40	0,09
<b>SD <math>L_e</math> ges</b>						<b>0,89</b>					
<b>MW <math>L_e</math></b>						<b>50,11</b>					
<b>MW F</b>						<b>50,53</b>					
<b>SD <math>D_e</math></b>						<b>0,07</b>					

**Tab. 3-7:** Ergebnisse für die Längen- ( $L_e$ ) und Flächenmessung (F) für geneigte Schnittebenen sowie die sich daraus ergebenden Standardabweichungen (SD) für  $L_e$  und F und die mittels der Formel für mehrere Variablen berechnete Standardabweichung für  $D_e$ .

	$L_e$ [mm]					F [mm <sup>2</sup> ]				
	-10	-5	0	5	10	-10	-5	0	5	10
<b>x-Achse</b>	48,70	49,59		49,57	49,79	50,53	51,27		53,87	56,43
<b>y-Achse</b>	50,80	49,61		48,21	47,98	55,53	53,85		51,50	50,78
<b>x- &amp; y-Achse</b>	50,96	49,72	49,67	49,61	48,23	53,19	52,51	51,84	53,18	54,68
<b>Kaurichtung</b>	49,38	50,65		49,18	48,93	/	/		/	/
<b>MW <math>L_e</math> [mm]</b>						49,44				
<b>SD <math>L_e</math> [mm]</b>						0,77				
<b>MW F [mm<sup>2</sup>]</b>						53,01				
<b>SD F [mm<sup>2</sup>]</b>						1,83				
<b>SD <math>D_e</math></b>						0,17				



**Abb. 3-58:** Änderung der funktionellen Strukturdichte (D<sub>e</sub>) bei wiederholten Messungen (n=10) und die sich daraus ergebende Fehlerspanne.



**Abb. 3-59:** Änderungen der funktionellen Strukturdichte (D<sub>e</sub>) bei Rotation der Schnittebenen um -10°, -5°, 5° und 10° um die x- und y-Achse bei der Erstellung der Schnittebene, sowie zur angenommenen Kaurichtung und die sich daraus ergebende Fehlerspanne.

### 3.2.9.5 Fehlerrechnung Winkelverteilung

Da es sich bei der Winkelverteilung um zirkuläre Daten handelt, kann nicht die normale Formel für die Standardabweichung linearer Daten verwendet werden, sondern die Berechnung erfolgt nach der Formel (Fisher 1993, Kovach Computing Services 2011):

$$zSD = (-2 \ln(r))^{\frac{1}{2}}$$

zSD: zirkuläre Standardabweichung

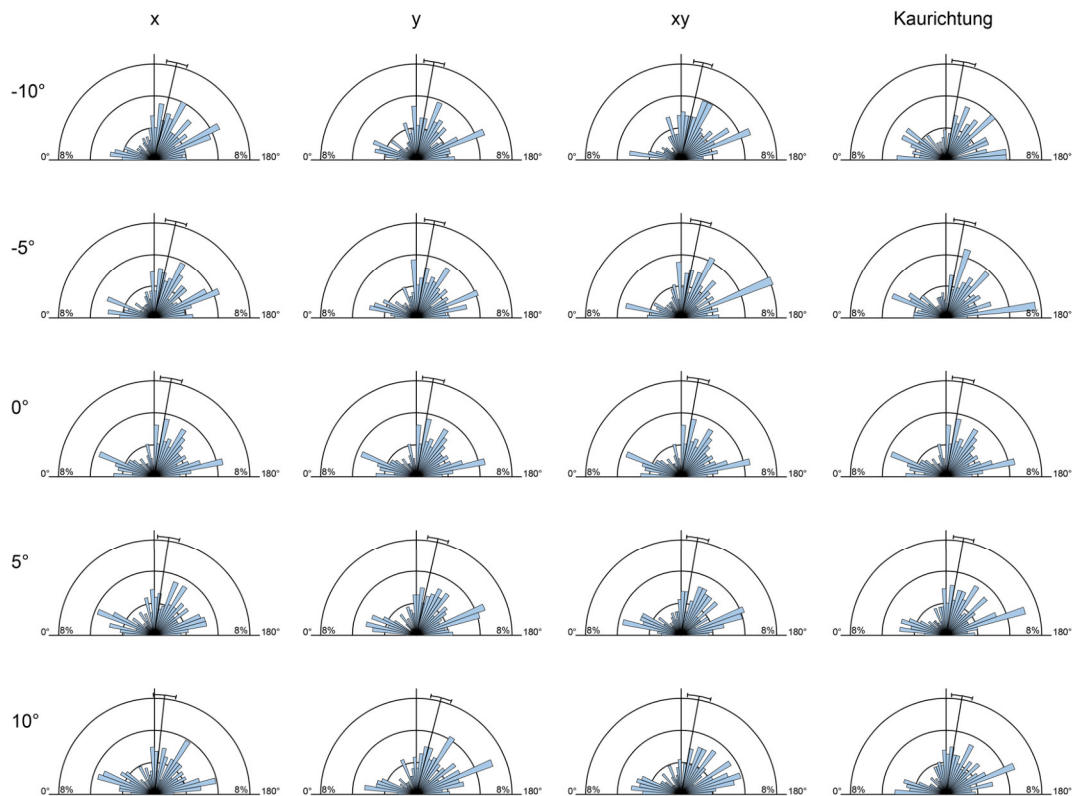
r: Länge Vektor Mittelwert

Dabei sei zu beachten, dass das Ergebnis in Rad ausgegeben wird, die Umrechnung in Grad erfolgt durch Multiplizierung mit  $180/\pi$  (Kovach Computing Services 2011). Um die zirkuläre Standardabweichung für alle geneigten Schnittebenen zu erhalten, wurde der Mittelwert von  $r$  verwendet.

Als Ausgang für die Erstellung der geneigten Schnittebenen diente Schnittebene 3 des M2 von ZMH 7515 *Hystrix indica*. Nach Anwendung oben genannter Formel ergibt sich unter Einbezug aller geneigten Schnittebenen eine zirkuläre Standardabweichung von  $55,16^\circ$  (**Tab. 3-8**). Durch die Neigung der Schnittebenen um einige Grad zeigt sich eine zum Teil sehr stark unterschiedliche Winkelverteilung der Schmelzbänder (**Abb. 3-60**), die sich auch in den Mittelwerten widerspiegelt. Dadurch ergibt sich eine hohe Standardabweichung. Da nicht gesagt werden kann, ob die einzelnen Schnittebenen einer Zahnposition die gleichen Abweichungen in der Neigung aufweisen, müssen die im Folgenden dargestellten Ergebnisse als mögliche Winkelverteilungen gesehen werden. Der Watson's  $U^2$  Test auf Ähnlichkeiten zeigt allerdings keine signifikanten Unterschiede der einzelnen Schnittebenen bei Neigung um die x-Achse, die y-Achse oder die Kaurichtung. Ein signifikanter Unterschied ergibt sich nur bei den Schnittebenen, die um  $10^\circ$  und  $-10^\circ$  um die x- und y-Achse geneigt sind (**Anhang C CD-ROM Tab. C 58 & Tab. C 59**). Die Ergebnisse des Mittelwerts der einzelnen geneigten Schnittebenen sowie die zirkuläre Standardabweichung befinden sich in **Abb. 3-61** und **Tab. 3-8**.

Der hohe Wert für die zirkuläre Standardabweichung zeigt die Schwierigkeit der Berechnung eines Mittelwerts bei einer dispersen und unregelmäßigen Winkelverteilung der Schmelzbänder, wie sie hier in den meisten untersuchten Arten vorkommt. Schon in Schnittebene 3 des M2 von ZMH 7515 *Hystrix indica* zeigen sich mehrere Bereiche, in denen jeweils ein großer Anteil der Schmelzbandwinkel verteilt ist. Daher ist die Berechnung eines aussagekräftigen Mittelwerts schwierig. Da die Verteilung generell mit zunehmender Abkautung ein ähnliches Bild zeigt, sollte aber zumindest der ungefähre Verlauf des Mittelwerts mit zunehmender Abkautung eine Aussage zulassen. Da häufig in den letzten Schnittebenen ein größerer Unterschied in der Winkelverteilung vorliegt, nimmt die Abweichung des Mittelwerts mit zunehmender Abkautung vermutlich zu.

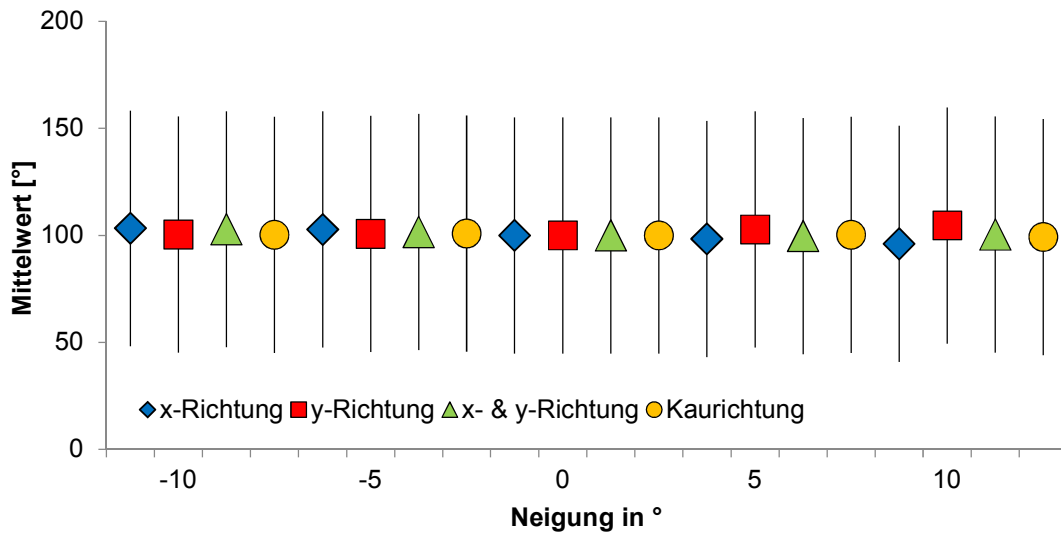
Zur besseren Lesbarkeit der Diagramme wird im Folgenden die Standardabweichung der Mittelwerte nicht dargestellt. Die Ergebnisse von  $r$  für die geneigten Schnittebenen sind in **Abb. 3-62** und **Tab. 3-8** zu finden. Die Standardabweichung für  $r$  (nach der Formel für die lineare Standardabweichung) beträgt 0,02.



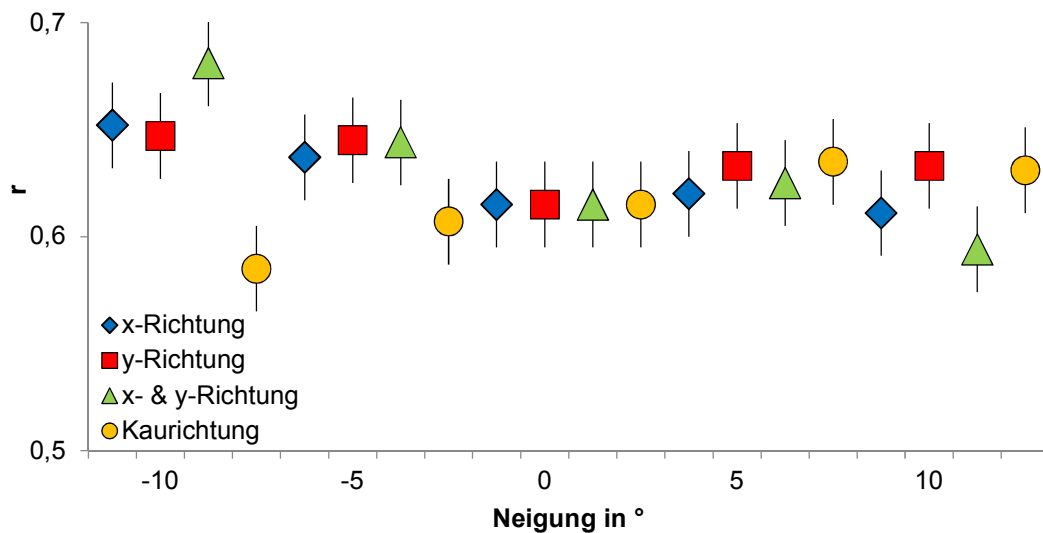
**Abb. 3-60:** Ergebnisse der Verteilung der Schmelzbandwinkel der geneigten Schnittebene 3 des M2 von ZMH 7515 *Hystrix indica* jeweils um  $-10^\circ$ ,  $-5^\circ$ ,  $5^\circ$  und  $10^\circ$  um die x-, y-, x- und y-Achse sowie die Kaurichtung und die Ergebnisse der nicht geneigten Schnittebene als Vergleich.

**Tab. 3-8:** Ergebnisse für den Mittelwert und r der geneigten Schnittebenen sowie die zirkuläre Standardabweichung (zSD) des Mittelwertes und die Standardabweichung (SD) von r.

	Mittelwert [°]					r				
	10x	5x	0	-5x	-10x	10x	5x	0	-5x	-10x
x-Achse	96,0	98,4	100,0	102,7	103,2	0,61	0,62	0,62	0,64	0,65
y-Achse	104,6	102,7		100,7	100,4	0,63	0,63		0,65	0,65
x- & y-Achse	100,4	99,7		101,6	102,8	0,59	0,63		0,64	0,68
Kaurichtung	99,3	100,2		100,9	100,3	0,63	0,64		0,61	0,59
zSD MW [°]						55,16				
SD r						0,02				



**Abb. 3-61:** Ergebnisse der Mittelwerte der Schmelzbandwinkelverteilung der Schnittebenen um verschiedene Werte (-10°, -5°, 0°, 5°, 10°) um die unterschiedlichen Achsen sowie die Kaurichtung geneigt sowie ihre zirkuläre Standardabweichung.



**Abb. 3-62:** Ergebnisse für r der Schnittebenen um verschiedene Werte um die unterschiedlichen Achsen sowie die Kaurichtung geneigt sowie die zirkuläre Standardabweichung.

### 3.3 Abkürzungsverzeichnis

D <sub>e</sub>	funktionelle Strukturdichte
dex	dextral
F	Okklusalfäche (Schmelz + Dentin)
fd	Flexid
FS	Fossette
fsd	Fossettid
FX	Flexus
IDAS	Individual Dental Age Stages (Anders et al. 2011)
L <sub>e</sub>	funktionelle Schmelzbandlänge
SB	Schmelzband
sin	sinistral

### Zahnpositionen

dP	Milchprämolare der Oberkieferbezahnung
dp	Milchprämolare der Unterkieferbezahnung
P	Prämolare der Oberkieferbezahnung
p	Prämolare der Unterkieferbezahnung
M	Molare der Oberkieferbezahnung
m	Molare der Unterkieferbezahnung



## 4 Morphologische Beschreibung

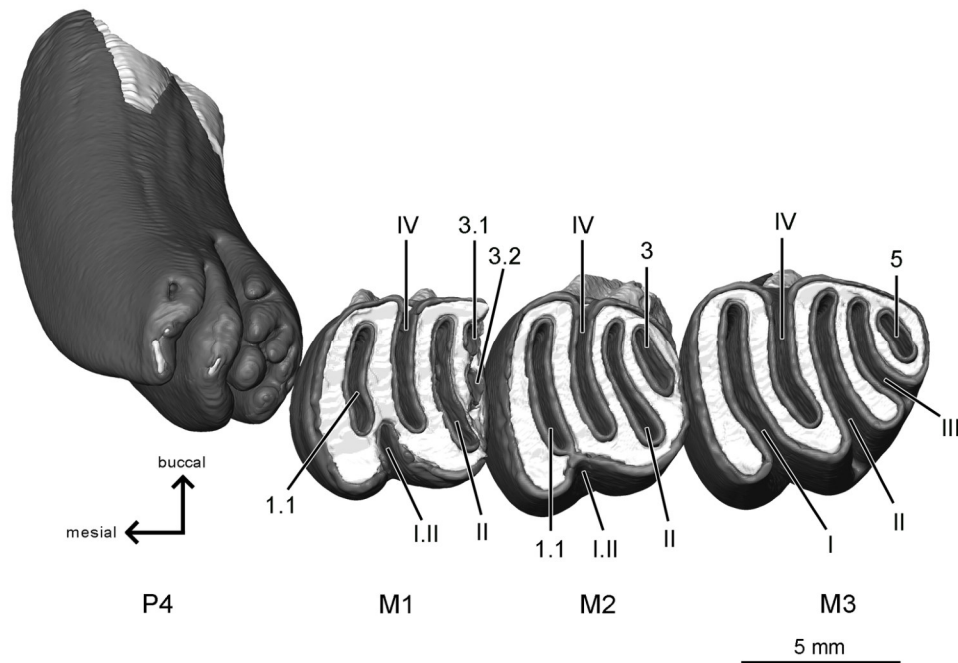
### 4.1 *Cuniculus paca*

#### 4.1.1 Oberkiefer

Im Oberkiefer von ZMH 3572 *Cuniculus paca* wurde die linke Kieferhälfte untersucht. Der P4 ist noch nicht eruptiert und daher noch nicht angekauert, im Gebrauch befinden sich noch die stark abgekauerten Milchprämolaren (hier nicht mitrekonstruiert, siehe **Abb. 3-3** in **Kapitel 3.1 Material**). Dadurch ergibt sich die im Verhältnis zu den drei Molaren schräge Position des P4 im Kiefer (**Abb. 4-1 & Abb. 4-2**). Die drei Molaren sind in Benutzung. Die Größe der Kaufläche der Molaren nimmt von M1 zu M3 zu (**Abb. 4-1**), ebenso die Höhe der Zahnpositionen, bedingt durch die Reihenfolge der Eruption (**Abb. 4-2**). Der M1 und M2 zeigen schon ausgebildete Wurzeln (lingual eine große Wurzel, buccal zwei kleine), der P4 und M3 sind apikal offen (**Abb. 4-2 B**). Alle vier Backenzähne zeigen eine leichte Krümmung nach buccal (**Abb. 4-2**).

Die Oberfläche des P4 zeigt in diesem Zustand nur geringfügig Ähnlichkeiten mit dem tetralophodonten Bauplan (**Abb. 4-3**). Flexus I verläuft buccolingual über die gesamte Zahnfläche, Flexus II ist mit Flexus IV verbunden. Der distale Bereich des P4 besteht aus einer Vielzahl kleinerer Höcker. Anstelle von Flexus III liegen auch im unangekauerten Zustand zwei Schmelzinseln vor (Fossette 3.1 und 3.2, Typ 1 Schmelzinsel) (**Abb. 4-3 B**). Mit zunehmender Abkauung wird etwa nach der Hälfte der Zahnhöhe Flexus I isoliert, an dieser Stelle bleibt eine flache Einfaltung bestehen, die nach kurzer Zeit wieder tiefer wird und erneut eine Falte bildet (**Abb. 4-4**).

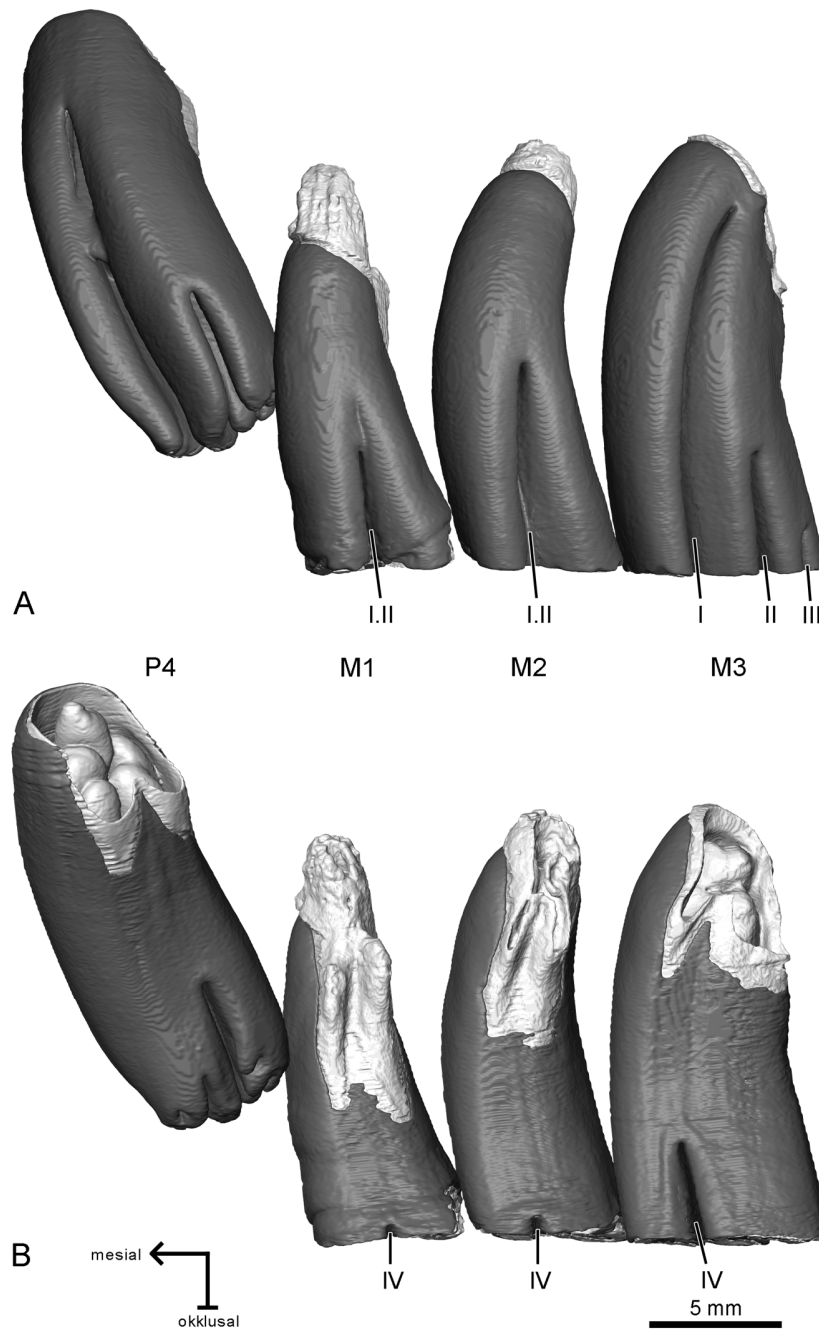
Die Molaren zeigen ein tetralophodontes bzw. im Falle von M3 ein pentalophodontes Muster (**Abb. 4-1**). Die Flexus bzw. Fossetten liegen annähernd parallel zueinander buccolingual orientiert. Die Abnutzung ist vor allem im M1 und M2 so weit fortgeschritten, dass die meisten Flexus schon isoliert wurden. In beiden Zahnpositionen ist einzig Flexus IV noch als Flexus erhalten (**Abb. 4-1**). Des Weiteren existiert sowohl im M1 als auch im M2 bei einem abgeschnürten Teil von Flexus I (im weiteren Verlauf als I.II bezeichnet) noch eine Verbindung zum äußeren Schmelzband (**Abb. 4-1**). Zusätzlich zu der Aufteilung von Flexus I zeigt auch Fossette 3 des M1 eine Aufspaltung in zwei kleinere Inseln (**Abb. 4-1**). Der M3 liegt in einem geringeren Abkaustadium vor. Hier ist einzig Flexus V isoliert. Mit zunehmender Abkauung wird zunächst Flexus III isoliert, gefolgt von Flexus II und Flexus IV (**Abb. 4-2**). Als letztes wird Flexus I vom äußeren Schmelzband



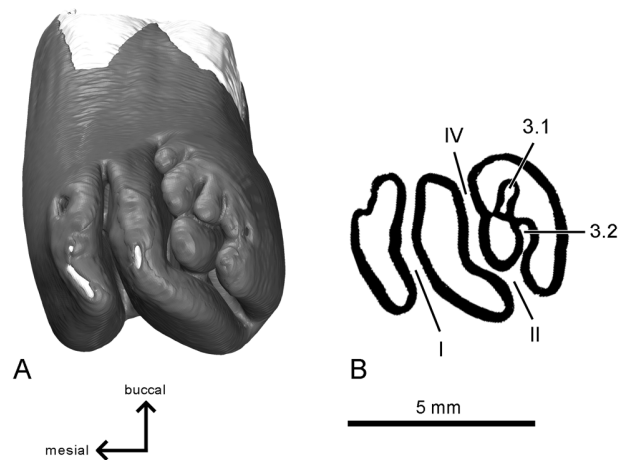
**Abb. 4-1:** 3D-Rekonstruktion der linken oberen Backenbezahnung von ZMH 3572 *Cuniculus paca*. Ansicht von okklusal. Der P4 ist noch nicht eruptiert und demnach noch nicht angekaut. Die kleinen Lücken im Schmelz sind möglicherweise auf Scanartefakte oder postmortale Beschädigungen zurückzuführen. Gegen postmortale Beschädigung würde das Vorhandensein des dP4 über dem P4 sprechen, der hier nicht mitrekonstruiert wurde. Der M1 und M2 zeigen ein tetralophodontes Muster, der M3 dagegen besitzt eine zusätzliche Einfaltung im distalen Bereich, die hier als Schmelzinsel vorliegt (5). Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

isoliert (**Abb. 4-2 A**), allerdings erst, nachdem sich Flexus I aufgespalten hat (**Abb. 4-5 A**). Im weiteren Verlauf der Abkautung kommt es zur Aufspaltung des buccalen Teils von Fossette 1 (1.1) (**Abb. 4-5 A**). Diese Aufspaltung ist bei allen vier Zahnpositionen zu finden, sie tritt allerdings in unterschiedlicher Höhe auf, so dass die neu entstandenen Elemente mehr oder weniger weit nach apikal reichen. Zusätzlich spaltet sich Fossette 1.1 im apikalen Bereich des P4 und M2 ein weiteres Mal auf (**Abb. 4-5 B**), ebenso wie Fossette 1.1 des M2 (**Abb. 4-6**). In allen drei Molaren spaltet sich Flexus II je zwei Mal auf (**Abb. 4-6**). Die Aufspaltungen erfolgen in jeder Zahnposition in unterschiedlicher Höhe, so liegen etwa beide Aufspaltungen des M3 auf gleicher Höhe. Des Weiteren weist Flexus III eine Aufspaltung in allen Zahnpositionen mit Ausnahme des M2 auf (**Abb. 4-6**). Flexus IV spaltet sich einzig im apikalen Bereich des M2 auf (**Abb. 4-6**). In **Tab. 4-1** ist das Aufspaltungsmuster der Flexus und Fossetten zusammengefasst.

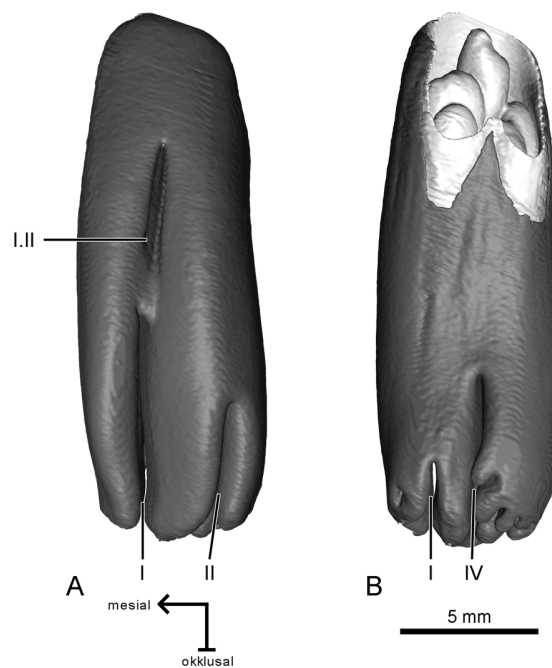
Die Schließung der Infundibula erfolgt in allen Zahnpositionen auf der gleichen Höhe, einzig Fossette 1.2 reicht weiter nach apikal (**Abb. 4-5 & Abb. 4-6**). Diese Fossette ist auch die letzte, die vom umgebenden Schmelzband getrennt wird. Im Fall des M3



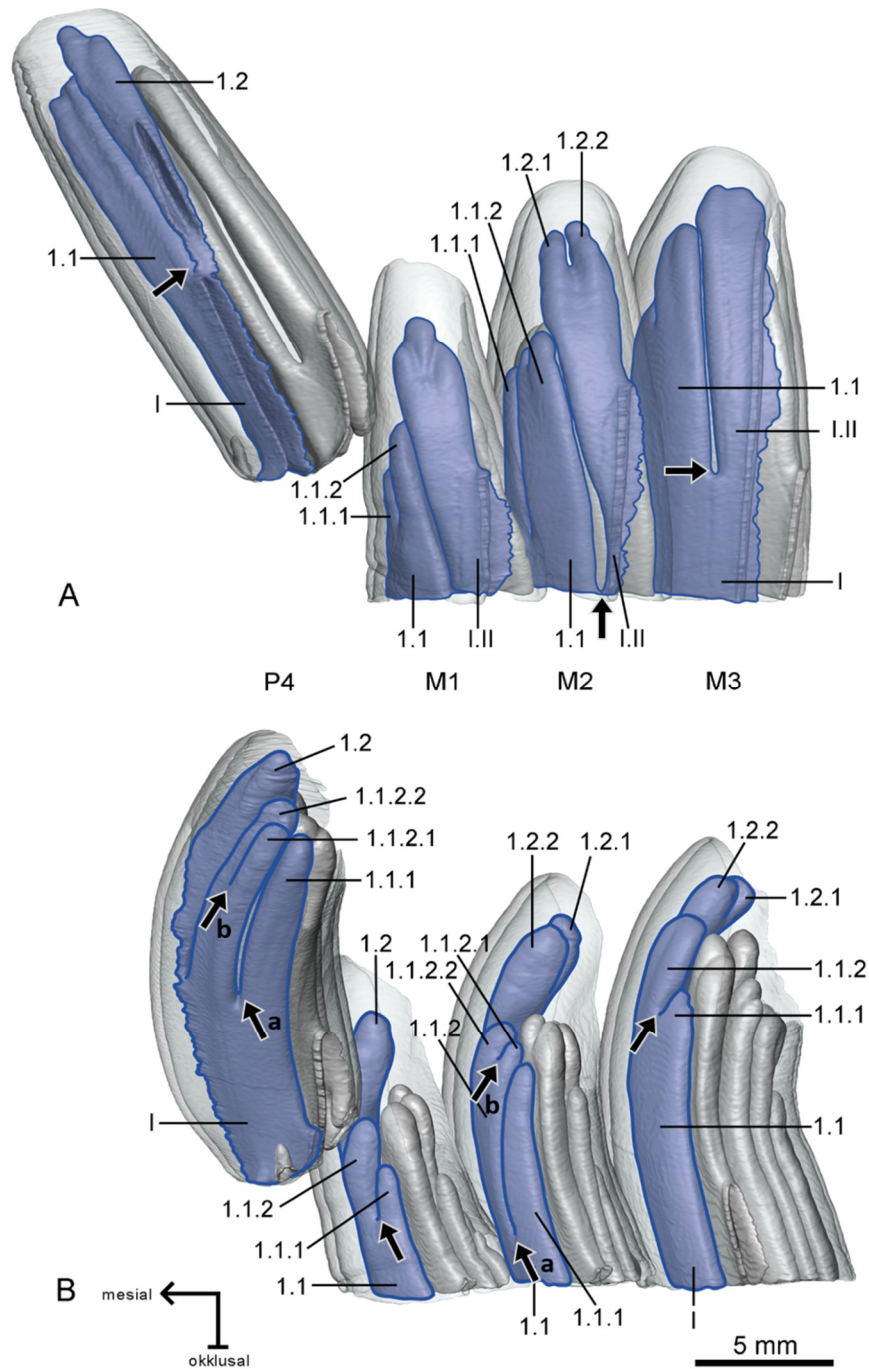
**Abb. 4-2:** 3D-Rekonstruktion der linken oberen Backenbezahnung von ZMH 3572 *Cuniculus paca* in lingualer (**A**, gespiegelt) und buccaler (**B**) Ansicht. Der P4 ist noch nicht eruptiert. An den Außenseiten der Bezahnung sind die Einfaltungen der Flexus zu erkennen. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.



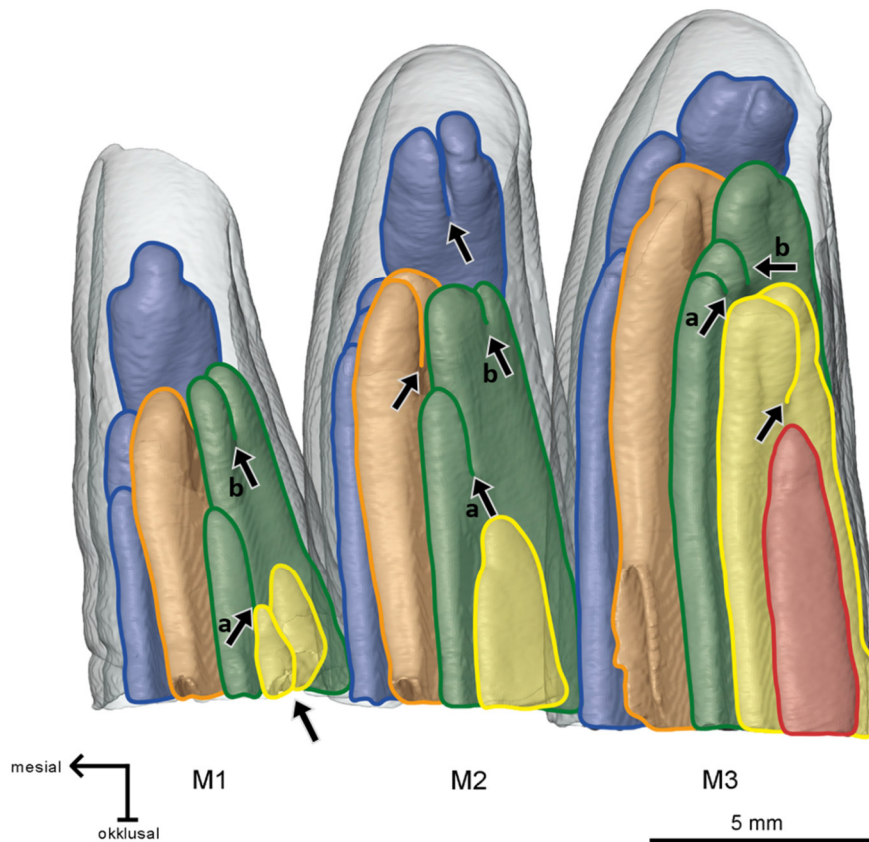
**Abb. 4-3:** **A:** 3D-Rekonstruktion des linken P4 von ZMH 3572 *Cuniculus paca* in okklusaler Ansicht. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin. **B:** Schnittebene knapp unterhalb der Okklusalfäche, der Schmelz ist in schwarz dargestellt. Flexus I erstreckt sich über die gesamte Okklusalfäche, Flexus II und Flexus IV sind verbunden. Flexus III liegt von Beginn an als zwei isolierte Elemente vor (Fossette 3.1 und 3.2).



**Abb. 4-4:** 3D-Rekonstruktion des linken P4 von ZMH 3572 *Cuniculus paca* in lingualer (**A**, gespiegelt) und buccaler (**B**) Ansicht. An den Seitenwänden sind von lingual (**A**) die Einfaltungen von Flexus I und Flexus II zu erkennen, von buccal (**B**) die Einfaltungen von Flexus I und Flexus IV. Etwa auf halber Höhe wird Flexus I isoliert, allerdings entsteht kurz darauf an derselben Stelle erneut eine Einfaltung (Flexus I.II). Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.



**Abb. 4-5:** 3D-Modell des Schmelzanteils der oberen linken Backenbezahnung von ZMH 3572 *Cuniculus paca* in mesiolingualer (**A**, gespiegelt) und buccaler Ansicht (**B**). Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Blau eingefärbt ist Flexus I. Die Pfeile markieren einige Aufspaltung von Flexus I/Fossette 1. a: erste Aufspaltung; b: zweite Aufspaltung.

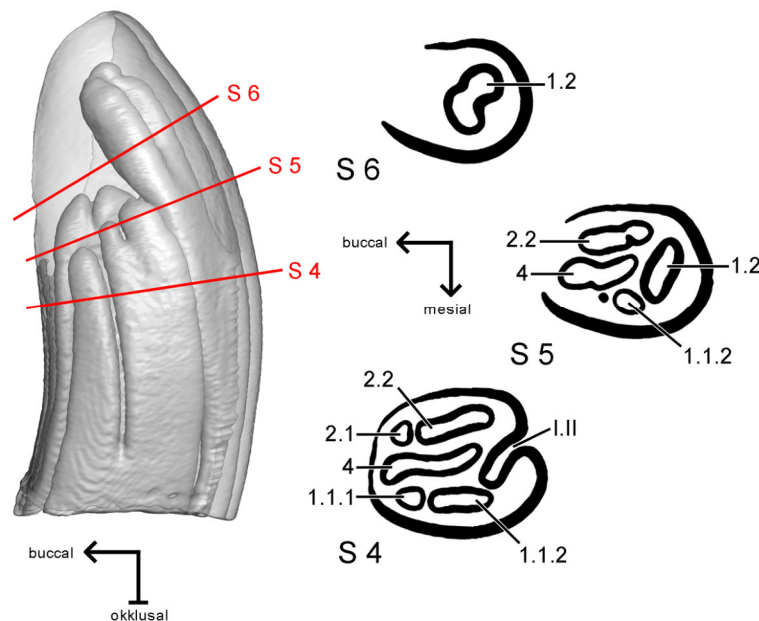


**Abb. 4-6:** 3D-Modell des Schmelzanteils der oberen linken Molaren von ZMH 3572 *Cuniculus paca* in distobuccaler Ansicht. Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die Aufspaltungen der Fossetten sind mit Pfeilen markiert. Blau: Fossette 1; Grün: Fossette 2; Gelb: Fossette 3; Orange: Fossette 4; Rot: Fossette 5 des M3. Die verschiedenen Stadien der Aufspaltungen von Fossette 2 sind mit Buchstaben markiert. a: erste Aufspaltung; b: zweite Aufspaltung.

geschieht dies erst kurz vor Ende der Fossette (**Abb. 4-2 A**). Nach Schließung der anderen Fossetten erweitert sich Fossette 1.2, bevor auch sie endet (**Abb. 4-7**). Es sind aber auch Erweiterungen bei anderen Fossetten zu finden.

Der Großteil des umgebenden Schmelzbands endet kurz nach der Schließung des letzten Infundibulums, nur im lingualen Bereich des Zahns endet es schon früher (**Abb. 4-2 & Abb. 4-6**).

Die Verteilung der Fossetten bleibt über den größten Teil des Zahns etwa gleich, da die meisten Fossetten auf gleicher Höhe enden. Die Dicke der Schmelzbänder auf der Okklusalfäche ist annähernd gleich und verändert sich auch mit zunehmender Abkautung nur wenig. Eine Ausnahme bildet der Schmelz im lingualen Bereich, der deutlich dünner ist, allerdings auch schon als erstes endet.

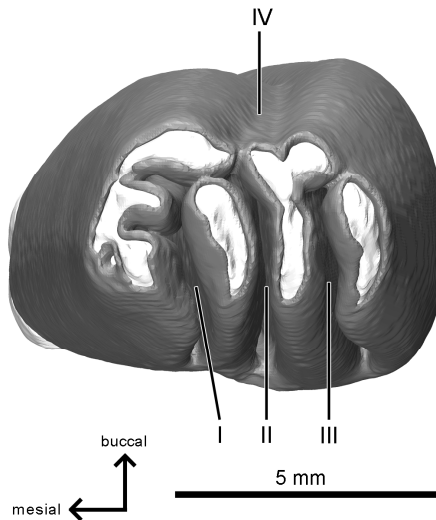


**Abb. 4-7:** Ausgewählte Schnittebenen (S) des M2 von ZMH 3572 *Cuniculus paca*. Die Lage der Schnittebenen ist links im 3D-Modell dargestellt. Ansicht des Modells von mesial. Mit zunehmender Abkauung (von S 4 zu S 6) erweitern sich einige der Fossetten, wie Fossette 4, Fossette 2.2 und Fossette 1.2. Nicht maßstabsgetreu.

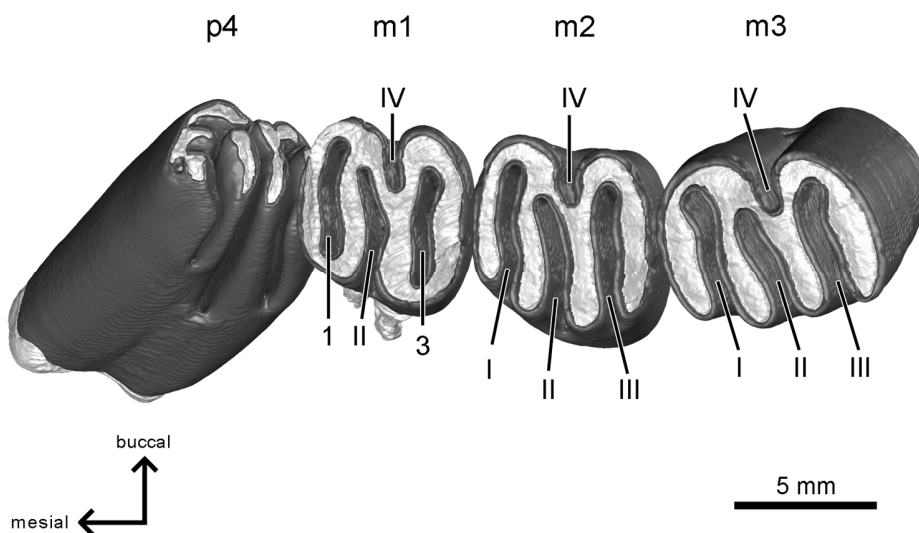
#### 4.1.2 Unterkiefer

Im Unterkiefer von ZMH 3572 *Cuniculus paca* wurde die linke Kieferhälfte untersucht. Der p4 ist in Eruption und daher noch unangekaut (**Abb. 4-8**). Dadurch ergibt sich eine im Vergleich zu den Molaren schräge Lage des p4 im Kiefer (**Abb. 4-9 & Abb. 4-10**). Die Oberseite des p4 zeigt schon Anzeichen eines tetralophodonten Musters, wobei Flexid IV allerdings nur als flache Einwölbung über die gesamte Zahnhöhe vorliegt (**Abb. 4-8**). Die Schmelzkappe ist allerdings nicht mehr vollständig geschlossen. Dies ist vermutlich aber eher durch postmortale Beschädigung als durch Abnutzung entstanden, da der p4 noch deutlich unterhalb der Kaufläche der drei Molaren liegt (**Abb. 4-10**). Die Kaufläche der Molaren nimmt von m1 zu m3 an Größe zu (**Abb. 4-9**). Die Zahnhöhe nimmt, bedingt durch die Reihenfolge der Eruption, ebenfalls von m1 zu m3 zu. Die größte Zahnhöhe weist der noch unangekaute p4 auf (**Abb. 4-10**). Die Wurzeln (zwei kleine mesial, eine große distal) sind beim m1 schon vollständig, beim m2 ansatzweise ausgebildet, der p4 und der m3 zeigen noch keine Wurzelbildung (**Abb. 4-10**). Keine der vier Zahnpositionen zeigt eine Krümmung nach lingual oder buccal (**Abb. 4-9 & Abb. 4-10**). Die drei Molaren sind in Benutzung, aufgrund der Reihenfolge der Eruption befindet sich





**Abb. 4-8:** 3D-Rekonstruktion des linken p4 in okklusaler Ansicht (gespiegelt). Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

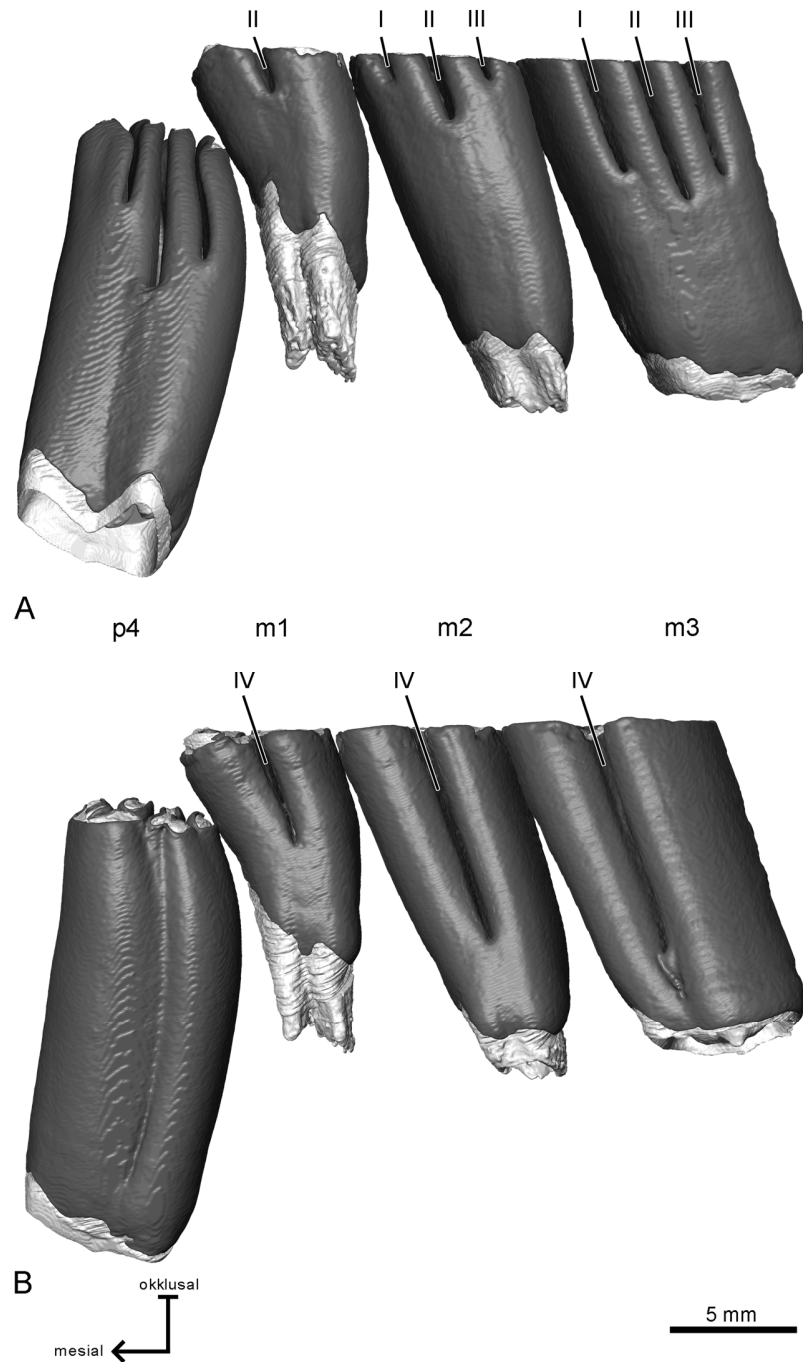


**Abb. 4-9:** 3D-Rekonstruktion der linken unteren Backenbezahnung von ZMH 3572 *Cuniculus paca* in Okklusalan-sicht (gespiegelt). Alle vier Zahnpositionen zeigen ein tetralophodontes Muster. Der p4 ist noch nicht vollständig eruptiert. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

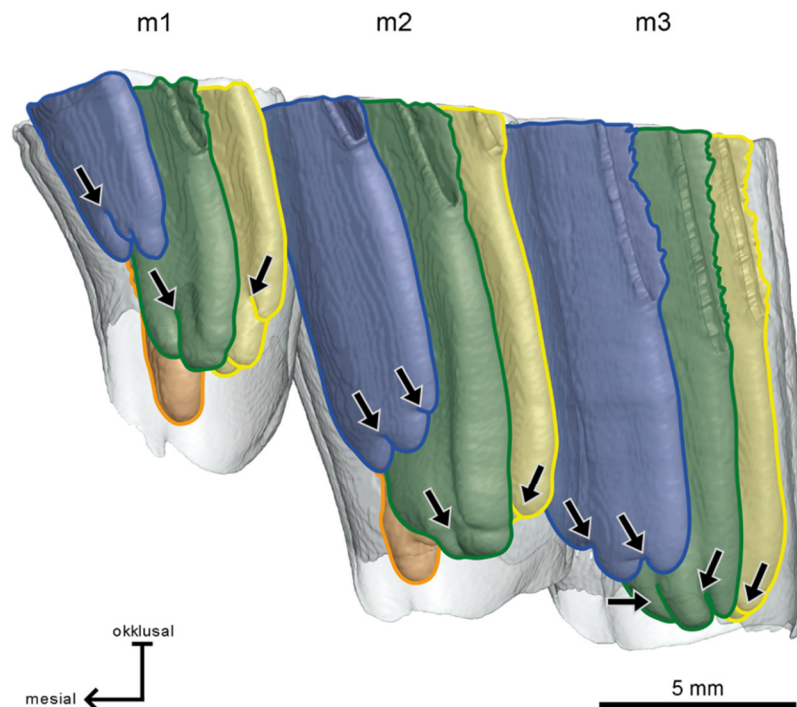
der m1 in einem späteren Abkaustadium als der m2 und der m3. Im m1 liegen Fossettid 1 und Fossettid 3 vor, während beim m2 und m3 das Muster aus Schmelzfalten noch vollständig erhalten ist. Die Flexide/Fossettide sind annähernd parallel zueinander und buccolingual ausgerichtet (**Abb. 4-9**).

Generell erfolgt während fortschreitender Abnutzung zuerst die Isolation von Flexid I und Flexid III, etwas später folgt Flexid II (**Abb. 4-10 A**). Als letztes wird Flexid IV isoliert, dies erfolgt im m2 und m3 kurz vor Schließung des Infundibulums (**Abb. 4-10 B**). Die unteren Backenzähne zeigen wenig Aufspaltung der Fossettide. Lediglich im apikal gelegenen





**Abb. 4-10:** 3D-Rekonstruktion der linken unteren Backenbezahnung von ZMH 3572 *Cuniculus paca* in linguale (A, gespiegelt) und buccale (B) Ansicht. Der p4 ist noch nicht vollständig eruptiert und befindet sich noch nicht auf einer Höhe mit der restlichen Bezahnung. Die Einfaltungen der Flexide sind an der Außenseite der Bezahnung zu erkennen. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.



**Abb. 4-11:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils der unteren Molaren von ZMH 3572 *Cuniculus paca*. Ansicht von buccal. Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Blau: Fossettid 1; Grün: Fossettid 2; Gelb: Fossettid 3; Orange: Fossettid 4. Alle Aufspaltungen (dicke Pfeile) erfolgen nur im apikalen Bereich und die isolierten Elemente schließen sich kurz darauf.

Bereich, kurz vor Schließung, entstehen kleinere separate Elemente (**Abb. 4-11**). Diese zum Teil nur eingeschnürten und nicht vollständig isolierten Bereiche enden kurz nach der Separation. Die Aufspaltungen sind vor allem bei Fossettid 1 bis Fossettid 3 zu finden, Fossettid 4 zeigt nur im m2 eine kleine Aufspaltung. Welche Strukturen wie oft aufgespalten sind, ist in **Tab. 4-1** dargestellt.

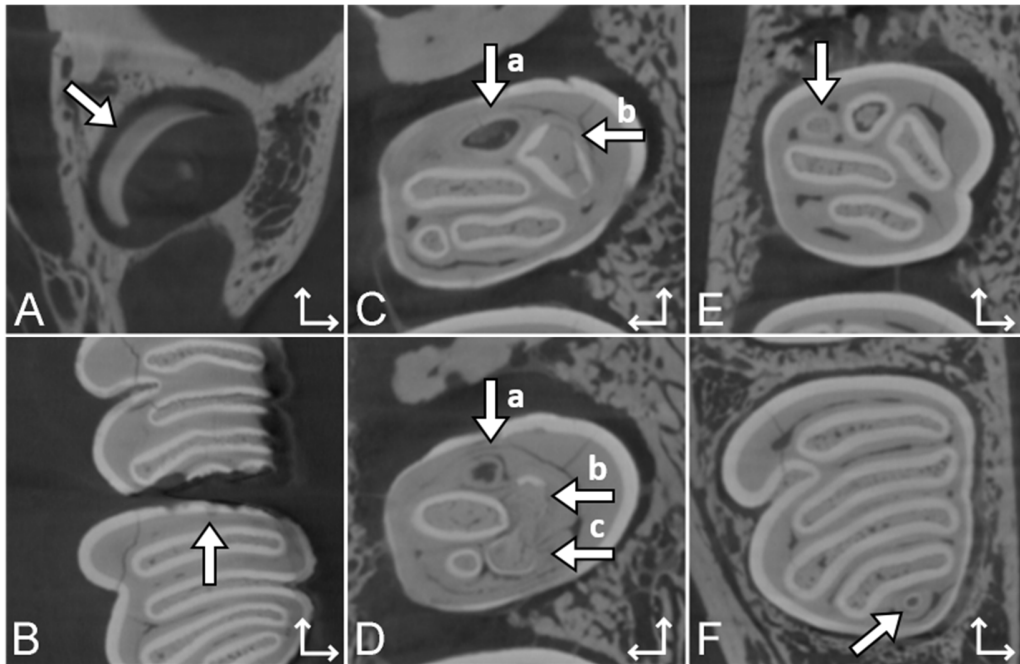
**Tab. 4-1:** Aufspaltungen der Strukturen in der Ober- und Unterkieferbackenbezahnung von ZMH 3572 *Cuniculus paca*. Die Zahl gibt an, wie oft sich die betreffende Struktur aufspaltet. -: Struktur ist nicht vorhanden; <sup>1</sup>: nur Einschnürung, keine Entstehung von separaten Elementen; fd: Flexid; FS: Fossette; fsd: Fossettid; FX: Flexus. Sämtliche Aufspaltungen im Unterkiefer erfolgen erst im weit apikal gelegenen Bereich kurz vor Schließung der Infundibula.

Oberkiefer	P4	M1	M2	M3	Unterkiefer	p4	m1	m2	m3
FX I / FS 1	2	2	4	2	fd I / fsd 1	2	2	2	2
FX II / FS 2	0	2	2	2	fd II / fsd 2	1	1	2 <sup>1</sup>	2 <sup>1</sup>
FX III / FS 3	1	1	0	1	fd III / fsd 3	2	3	2	2
FX IV / FS 4	0	0	1	0	fd IV / fsd 4	0	0	1	0
FX V / FS 5	-	-	-	0					

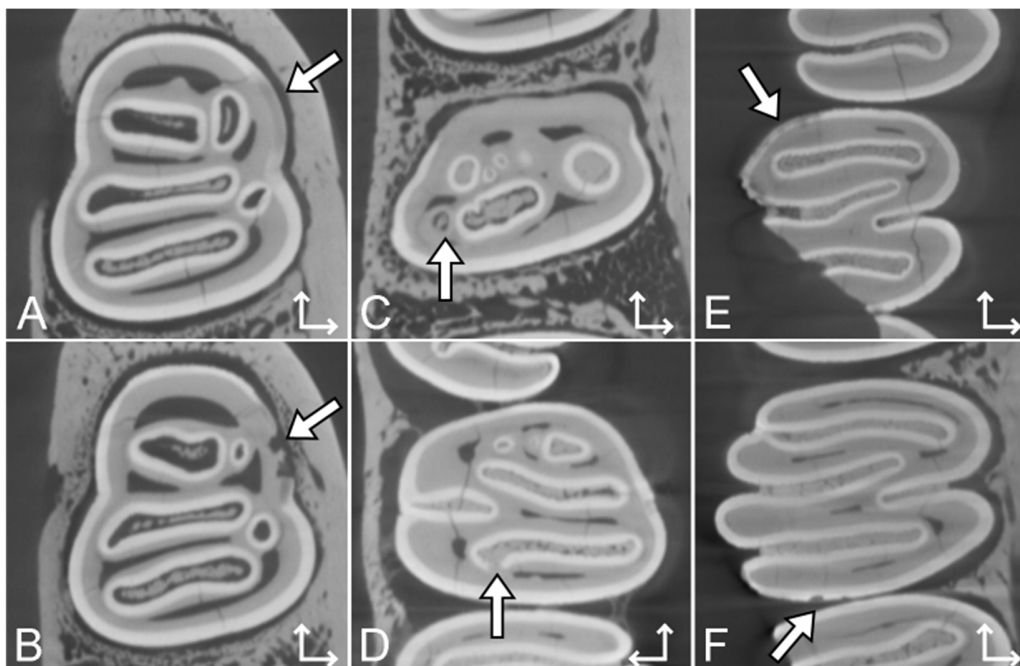
Wie im Oberkiefer schließen sich die Fossettide einer Zahnposition etwa auf gleicher Höhe, Fossettid 4 reicht nur wenig tiefer (**Abb. 4-11**). Beim m3 endet Fossettid 4 sogar vor den anderen Fossettiden. Das äußere Schmelzband endet kurz nachdem alle Fossettide geschlossen sind (**Abb. 4-11**). Veränderungen in der Schmelzdicke je nach Lage oder Abkastadium sind nur geringfügig vorhanden.

#### 4.1.3 Zustand der Mineralisation

Bei Betrachtung der durch die  $\mu$ CT-Scans entstandenen Bilderstapel lassen sich sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer Bereiche finden, in denen der Schmelz ähnliche Grauwerte (entspricht gleicher Röntgendichte) annimmt wie das umgebende Dentin oder Zement (**Abb. 4-12 & Abb. 4-13**). Dies lässt sich möglicherweise auf die Qualität des Scans zurückführen, oder es handelt sich um Bereiche, in denen der Schmelz noch nicht vollständig mineralisiert ist und daher eine geringere Röntgendichte besitzt. Es können einzelne Stellen eines Infundibulums betroffen sein (**Abb. 4-12 C & Abb. 4-13 D**), aber auch der komplette Umfang auf einer bestimmten Höhe (**Abb. 4-12 E & F & Abb. 4-13 C**). Der Schmelz von Fossette 1 des rechten M1 (**Abb. 4-12 C & B**) zeigt über die gesamte Zahnhöhe den gleichen Grauwert wie Dentin. Zement ist innerhalb von Fossette 1 nicht vorhanden. Der Grauwertunterschied der betroffenen Stellen zum restlichen Schmelzanteil variiert. Während der Schmelzanteil in **Abb. 4-12 C & D** und **Abb. 4-13 C** kaum zu erkennen ist, ist er in **Abb. 4-12 E & F** nur etwas heller als in der restlichen Bezahnung. Auch das äußere Schmelzband ist betroffen, hier kommt es neben Grauwertabweichungen (**Abb. 4-12 A**) auch zu dem Auftreten von Löchern im äußeren Schmelzband (**Abb. 4-12 B & Abb. 4-13 A, B, E & F**). Während in **Abb. 4-13 A** ein Teil des äußeren Schmelzbandes etwas heller dargestellt wird als der Rest, lassen sich weiter apikal an dieser Stelle Löcher im Schmelzband finden (**Abb. 4-13 B**).



**Abb. 4-12:** Ausschnitte aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel des Oberkiefers von ZMH 3572 *Cuniculus paca*. Schmelz ist Hellgrau, Dentin, Zement und umgebender Knochen in dunklerem Grau dargestellt. Die dicken Pfeile markieren Bereiche, in denen der Schmelz ähnliche Grauwerte wie Dentin oder Zement annimmt. **A:** P4 sin; **B:** M1 & M2 sin; **C:** M1 dex; **D:** M1 dex, weiter apikal als C; **E:** M1 sin; **F:** M3 sin. Die dünnen Pfeile geben mesial (Pfeil nach oben) und buccal an.



**Abb. 4-13:** Ausschnitte aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel des Unterkiefers von ZMH 3572 *Cuniculus paca*. Schmelz ist Hellgrau, Dentin, Zement und umgebender Knochen in dunklerem Grau dargestellt. Die dicken Pfeile markieren Bereiche, in denen der Schmelz ähnliche Grauwerte wie Dentin oder Zement annimmt. **A:** p4 dex; **B:** p4 dex, etwas weiter apikal als A; **C:** m1 dex; **D:** m1 sin; **E:** m1 dex; **F:** m2 dex. Die dünnen Pfeile geben mesial (Pfeil nach oben) und buccal an.

## 4.2 *Dasyprocta*

### 4.2.1 *Dasyprocta azarae*

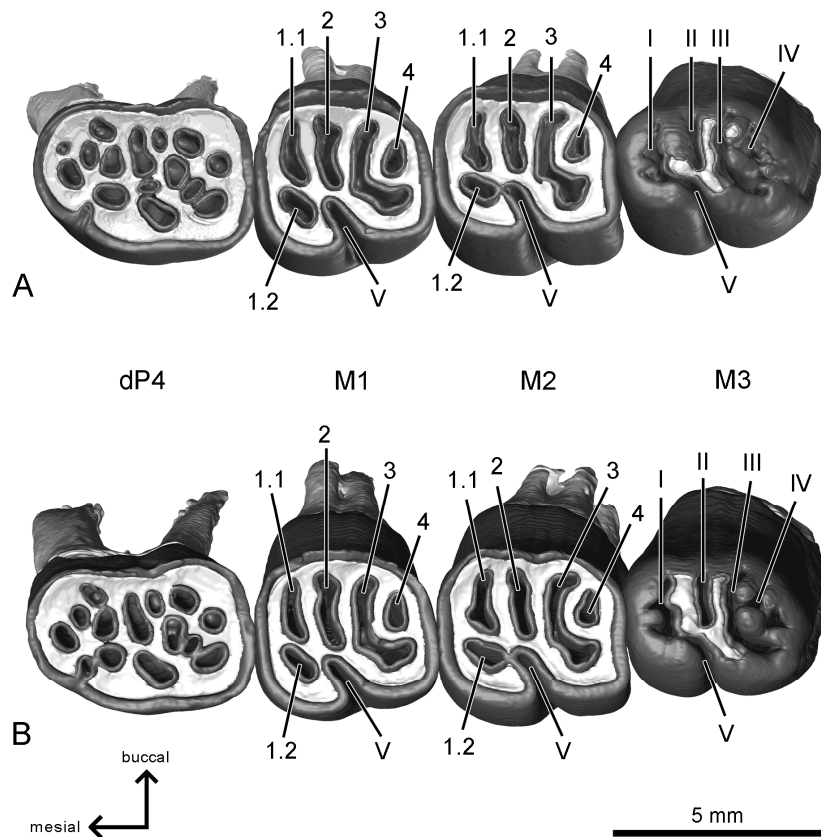
#### 4.2.1.1 Oberkiefer

Im Oberkiefer von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* wurde für einen Vergleich der Kieferhälften sowohl die rechte als auch die linke Backenbezahnung rekonstruiert. Dies geschah vor allem im Hinblick auf die Fragestellung, ob sich das Muster aus Schmelzfalten und -inseln der rechten und linken Backenbezahnung unterscheidet.

Die dP4, die M1 und die M2 sind angekauert, die M3 sind noch nicht vollständig eruptiert und zeigen demnach noch keine Abnutzungsspuren. Die Kauflächen der dP4 weisen die größte mesiodistale Ausdehnung auf, die Kauflächen der M1 und der M2 sind annähernd gleich groß ausgebildet (**Abb. 4-14**). Aufgrund des fortgeschrittenen Abkaustadiums weisen die dP4 nur noch eine geringe Höhe auf. Die größte Höhe besitzen die M2. Obwohl die M3 noch nicht angekauert sind, sind sie insgesamt niedrigkroniger als die M2 (**Abb. 4-15**). Die dP4, die M1 und die M2 haben schon eine Wurzel ausgebildet (eine größere lingual, zwei kleinere buccal), wobei bei den M2 der Wurzelschluss noch nicht vollständig erfolgt ist. Die Wurzeln des dP4 weisen die für Milchprämolaren typische gespreizte Stellung auf. An den M3 ist noch keine Wurzel angelegt (**Abb. 4-15**). Eine Anlage für die persistierenden P4 ist nicht zu erkennen. Vor allem die drei Molaren weisen eine leichte Krümmung nach buccal auf (**Abb. 4-14 & Abb. 4-15**).

Die stark heruntergekauerten dP4 zeigen keinerlei Ähnlichkeiten mehr mit dem pentalophodonten Bauplan. Sämtliche Schmelzfalten wurden isoliert und bilden Fossetten, die über die gesamte Okklusalfäche verteilt sind (**Abb. 4-14**). Nur an einer Stelle besteht eine Verbindung einer der Fossette zu dem äußeren Schmelzband. Die hohe Anzahl der Fossetten lässt darauf schließen, dass sich die ursprünglichen Strukturen mehrmals geteilt haben. Die Infundibula schließen sich in unterschiedlicher Höhe, der Großteil endet aber etwa gleichzeitig. Im Vergleich zeigt der linke dP4 insgesamt zwei kleine Fossetten mehr als der rechte (**Abb. 4-14**), allerdings sind diese in dem linken dP4 bereits sehr klein und verschwinden mit zunehmender Abkautung sehr schnell, so dass sie bei dem rechten dP4 möglicherweise schon verschwunden sind.

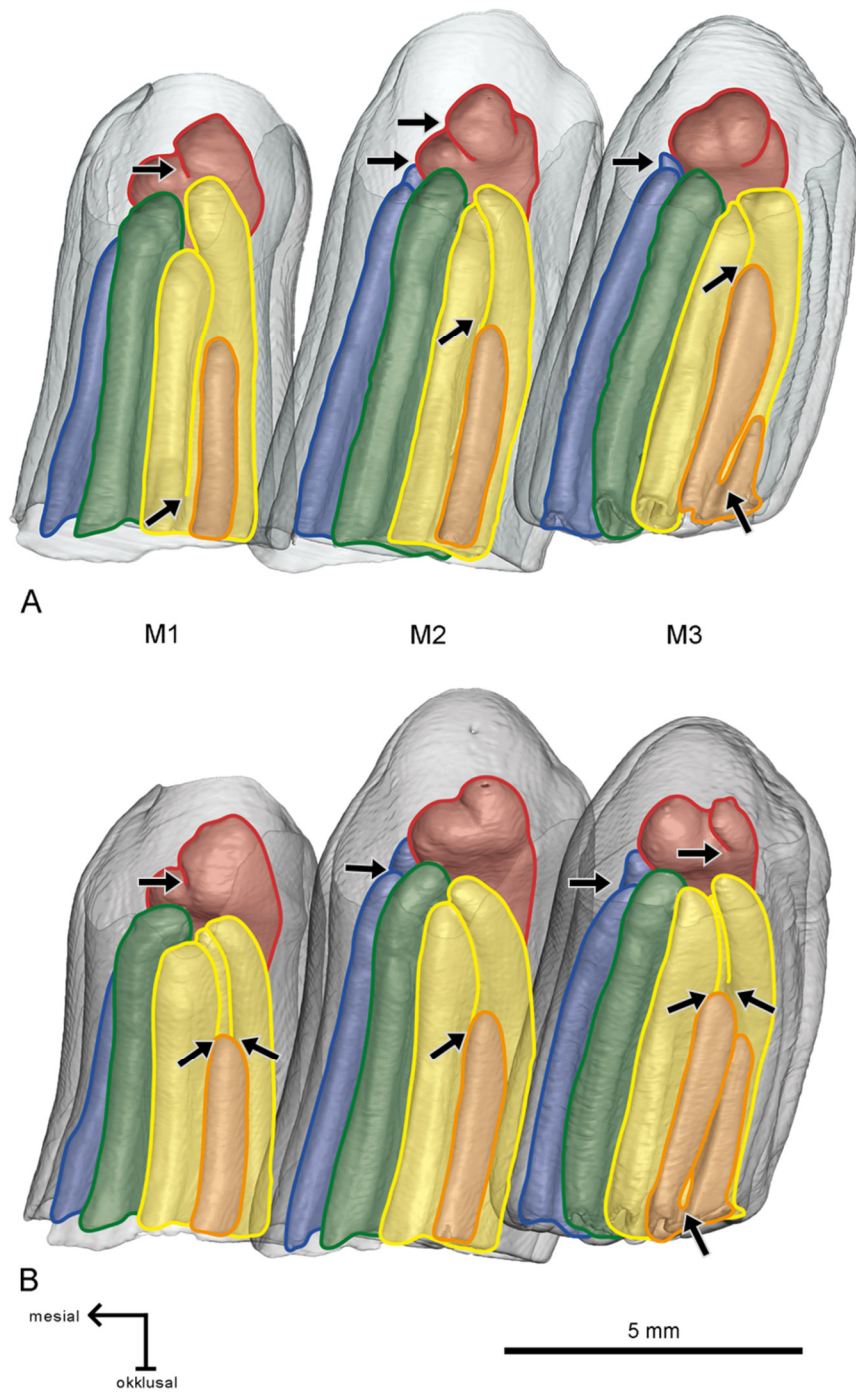
Die Fossetten der M1 und der M2 sind etwa buccolingual orientiert. Eine Ausnahme bildet Flexus V, der quer von distolingual nach mesiobuccal verläuft. Des Weiteren zeigt Fossette 3 eine c-förmige Gestalt mit einer konvexen Biegung nach mesial. Fossette 1



**Abb. 4-14:** 3D-Rekonstruktion der linken (**A**) und der rechten (**B**, gespiegelt) Oberkieferbezahnung von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* in Okklusalansicht. Die Molaren, vor allem der angekaute M1 und M2, zeigen ein pentalophodontes Muster. Die stark abgenutzten dP4 zeigen eine große Anzahl Schmelzinseln, die nicht mehr auf das ursprüngliche Muster schließen lassen. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

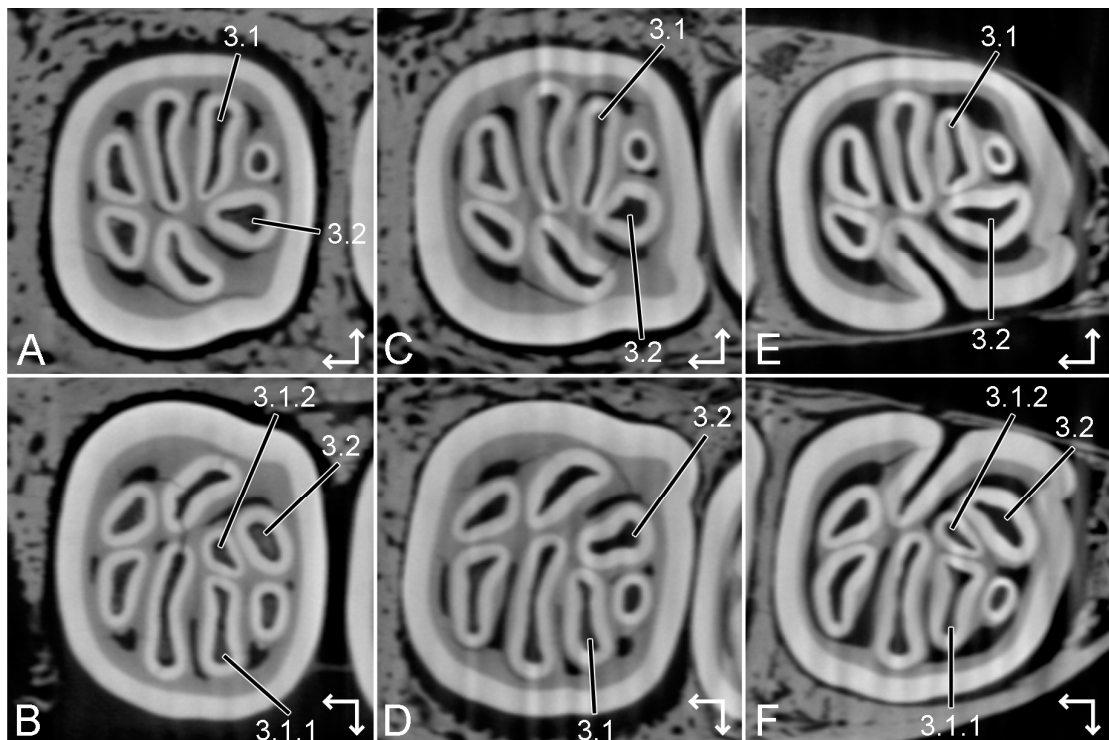
liegt in den M1 und den M2 als zwei eigenständige Elemente (Fossette 1.1 und Fossette 1.2) vor (**Abb. 4-14**). Die M3 sind noch unangekaut, zeigen aber schon ein grundlegendes pentalophodontes Muster. Die freiliegenden Dentinbereiche der M3 sind vermutlich auf postmortale Beschädigungen des Schmelzes zurückzuführen. Flexus IV, der bei den beiden vorderen Molaren eine ovale Form aufweist, ist in den M3 c-förmig ausgebildet. Im unangekauften Zustand findet sich eine Verbindung von Flexus I und Flexus V, eine Andeutung davon lässt sich auch noch in den M2 finden, wo Fossette 1.2 noch den letzten Rest einer Verbindung zu Flexus V aufweist. Die Isolation der Flexus I bis IV erfolgt recht schnell nach beginnender Abkautung etwa auf der gleichen Höhe (**Abb. 4-15 B**). Die Verbindung zum äußeren Schmelzband ist nur an den unangekauften M3 zu erkennen, in den angekauften M1 und M2 liegen diese Strukturen bereits als Schmelzinseln vor. Flexus V behält über einen Großteil der Zahnhöhe Kontakt zum





**Abb. 4-16:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils der linken (**A**, gespiegelt) und rechten (**B**) oberen Molaren von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*. Ansicht von buccal. Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Aufspaltungen von Fossetten sind mit Pfeilen markiert. Blau: Fossette 1; Grün: Fossette 2; Gelb: Fossette 3; Orange: Fossette 4; Rot: Fossette 5.



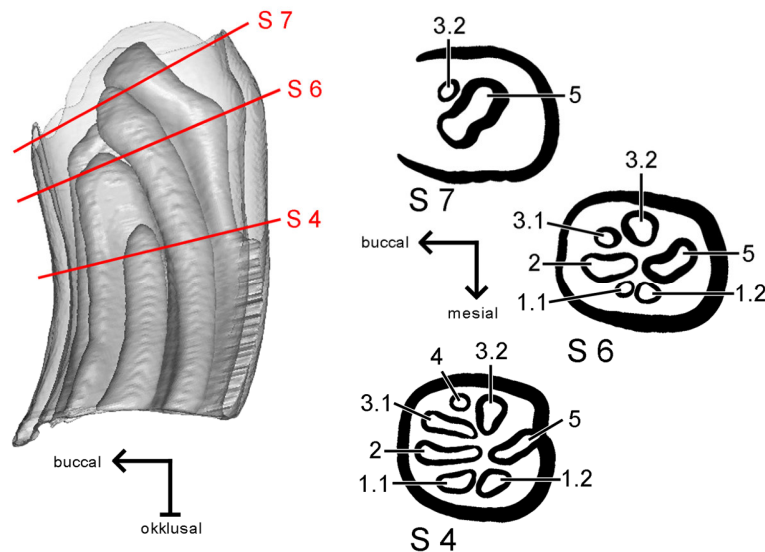


**Abb. 4-17:** Ausschnitte aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel des Oberkiefers von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*. Im rechten M1 (B) und M3 (F) spaltet sich Fossette 3 insgesamt in drei Teile, in den anderen Zahnpositionen liegen je zwei Elemente vor. **A:** M1 sin; **B:** M1 dex; **C:** M2 sin; **D:** M2 dex; **E:** M3 sin; **F:** M3 dex. Die dünnen Pfeile geben mesial (Pfeil nach links) und buccal an.

äußeren Schmelzband, in den M3 wird Flexus V erst nach etwa zwei Dritteln des Infundibulums isoliert (**Abb. 4-15 A**).

Mit fortschreitender Abkautung kommt es, neben der oben beschriebenen Aufspaltung von Fossette 1, auch zu einer Aufspaltung von Fossette 3 (**Abb. 4-16**). Diese Aufspaltung ist in allen drei Molaren der rechten sowie der linken Kieferhälfte zu finden (**Abb. 4-16**). Während in den linken Molaren jeweils zwei Elemente entstehen, sind in dem rechten M1 und M3 sogar insgesamt drei separate Elemente zu finden (Fossette 3.1.1, 3.1.2 und 3.2) (**Abb. 4-16 & Abb. 4-17, Tab. 4-2**). Die Aufspaltungen von Flexus III und Flexus V lassen sich in allen drei Molaren finden. Die M3 zeigen des Weiteren eine Aufspaltung von Flexus IV direkt nach beginnender Abkautung (**Abb. 4-16**). Das linguale Element (Fossette 4.2) bleibt im rechten M3 deutlich länger bestehen als im linken M3 (**Abb. 4-16**). Im apikalen Bereich von Fossette 5 lassen sich Einschnürungen finden, die allerdings nicht zur Entstehung von einzelnen Elementen führen (**Abb. 4-16**).

Eine Zusammenfassung der Aufspaltungen ist in **Tab. 4-2** dargestellt. Aufgrund der starken Abnutzung des dP4 lässt sich nicht sagen, welche Fossetten sich aufgespalten haben.



**Abb. 4-18:** Ausgewählte Schnittebenen (S) des M1 von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*. Mit zunehmender Abkauung (von S 4 zu S 7) verbreitern sich einige der Fossetten. Dargestellt ist jeweils der Schmelzanteil. Im 3D-Modell (links) ist die ungefähre Lage der Schnittebenen dargestellt. Ansicht des Modells von distal. Nicht maßstabsgetreu.

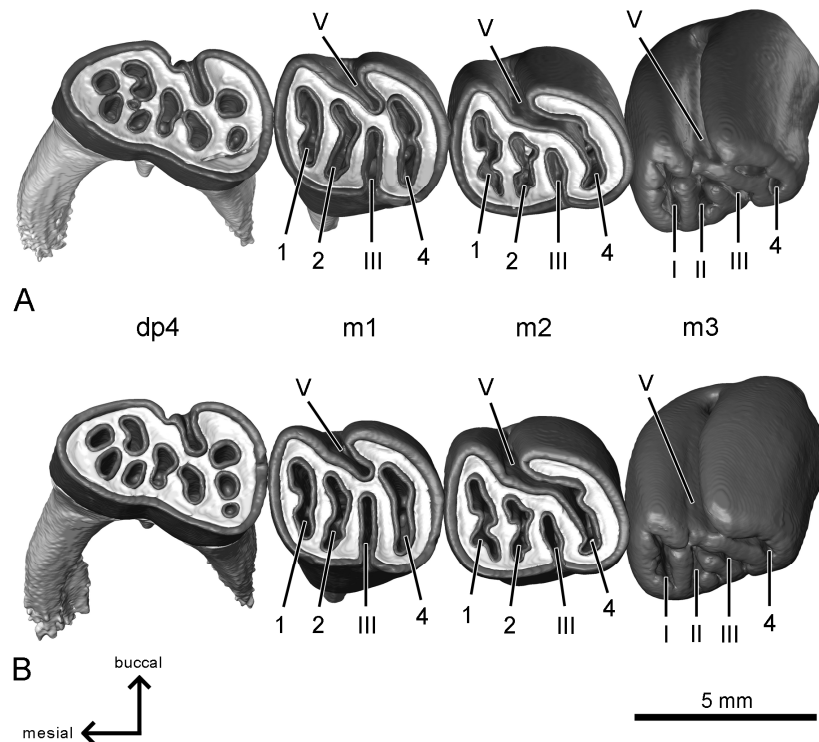
Die Infundibula enden etwa auf einer Höhe, einzig Fossette 4 endet schon deutlich früher und Fossette 5 reicht etwas weiter nach apikal (**Abb. 4-16**). Fossette 3.1 reicht im rechten M1 deutlich tiefer als im linken M1 (**Abb. 4-16**).

Nach dem Verschwinden der übrigen Infundibula erweitert sich Fossette 5 bevor sie sich schließt (**Abb. 4-18**).

Das äußere Schmelzband endet buccal etwas früher als lingual, etwa auf einer Höhe mit der Schließung von Fossette 1, Fossette 2 und Fossette 3 (**Abb. 4-16**).

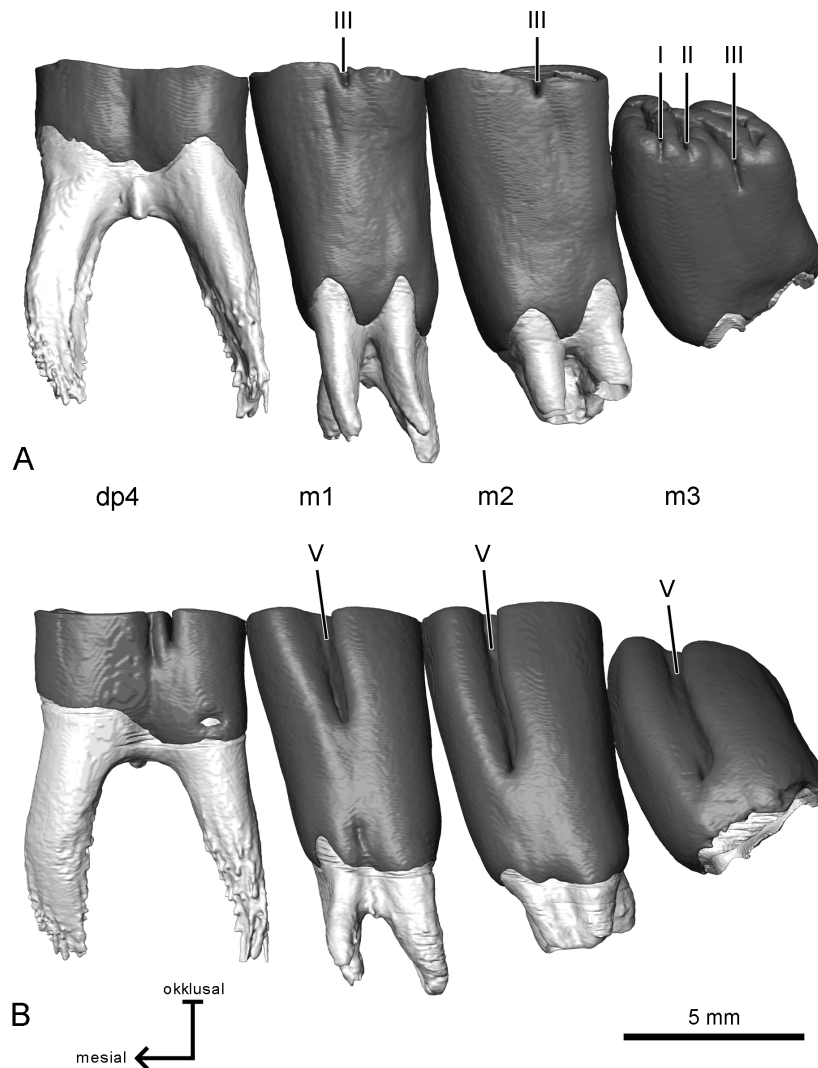
#### 4.2.1.2 Unterkiefer

Im Unterkiefer von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* wurde, wie im Oberkiefer, zum Vergleich die linke und die rechte Backenbezahnung rekonstruiert. Die dp4 bis m2 sind angekauft, die m3 noch nicht vollständig eruptiert und liegen daher schräg im Kiefer (**Abb. 4-19**). Die Okklusalfäche der dp4 weist die größte mesiodistale Ausdehnung auf, die Okklusalfäche der m1 und m2 wirken etwa gleich groß (**Abb. 4-19**). Von den dp4 zu den m2 nimmt die Kronenhöhe zu, die unangekauften m3 weisen nach den stark abgenutzten dp4 die geringste Kronenhöhe auf (**Abb. 4-20**). Obwohl der Zahn noch nicht vollständig gebildet ist, scheint doch die Mineralisierung des Schmelzanteils abgeschlossen zu sein.



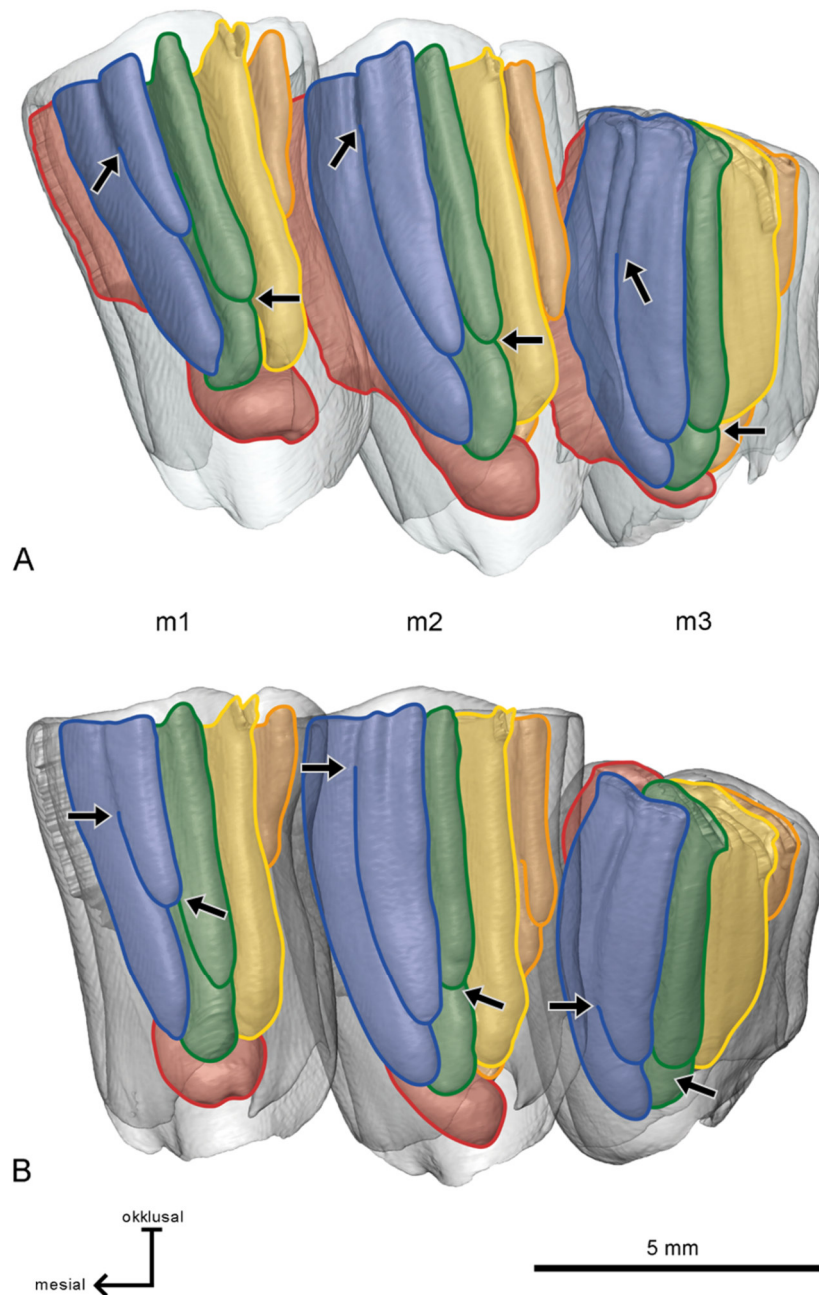
**Abb. 4-19:** 3D-Rekonstruktion der linken (A, gespiegelt) und rechten (B) unteren Backenbezahnung von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*. Ansicht von okkusal. Die m1 und m2 zeigen das pentalophodonte Muster, wobei bei den m2 Flexid V und Fossettid 4 miteinander verbunden sind. Die m3 sind noch nicht vollständig eruptiert. Die dp4 sind stark heruntergekaut und zeigen eine Vielzahl an Schmelzinseln, die wenig Aufschluss auf das ursprüngliche Muster geben. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

Die Wurzeln der dp4 und m1 sind vollständig ausgebildet (der dp4 mit einer mesialen und einer distalen Wurzel, die Molaren zeigen je zwei Wurzeln mesial und zwei distal), an den m2 dauert die Wurzelbildung noch an und an den m3 hat sie noch nicht begonnen (**Abb. 4-20**). Die Wurzeln des dp4 zeigen die für Milchbezahnungen typische gespreizte Stellung. Auch im Unterkiefer ist keine Anlage für die persistierenden p4 zu erkennen. Eine Krümmung der Molaren in linguale oder buccale Richtung ist nicht vorhanden. Die stark abgenutzten dp4 zeigen mit einer Ausnahme die vollständige Isolation aller Schmelzfalten (**Abb. 4-19**). Ein pentalophodontes Muster ist nicht mehr zu erkennen. Die hohe Anzahl der Fossettide deutet auf eine Aufspaltung der Schmelzfalten hin. Mit fortschreitender Abkautung lässt sich in einem der mesialen Fossettide eine weitere Aufspaltung finden. Ein Großteil der Infundibula enden auf einer Höhe, wobei eines der Fossettide, möglicherweise Fossettid 5, tiefer reicht. Ein Vergleich der rechten und linken Zahnreihe zeigt eine unterschiedliche Anzahl an Fossettiden auf der Okklusalfäche der dp4. Hier ist im linken dp4 mesial, im rechten dp4 buccal jeweils ein zusätzliches



**Abb. 4-20:** 3D-Rekonstruktion der linken unteren Backenbezahnung von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* in linguale (A, gespiegelt) und buccale Ansicht (B). Der dp4 ist stark heruntergekaut, der p4 noch nicht angelegt. Der m3 ist noch nicht eruptiert und hat die Höhe der übrigen Bezahnung noch nicht erreicht. Die Wurzeln des m2 und des m3 sind noch nicht vollständig ausgebildet. In linguale Ansicht ist an der Seitenwand des m1 und m2 der Rest der Einfaltung von Flexid III zu erkennen. Die buccale Seitenwand aller vier Zahnpositionen zeigt die Einfaltung von Flexid V. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

Fossettid zu finden (Abb. 4-19). Diese sind allerdings nur sehr klein und schließen sich kurz nach dem vorliegenden Abkaustadium, so dass sie vermutlich auf der jeweils anderen Seite schon abgetragen sind. Auf der Okklusalfäche der Molaren sind die Flexide/Fossettide hauptsächlich buccolingual orientiert. Einzig Flexid V weist einen schrägen Verlauf von mesiobuccal nach distolingual auf. Flexid III und Flexid V liegen in den m1 und m2 noch als Einfaltungen vor, die anderen Strukturen sind bereits vom äußeren Schmelzband isoliert (Fossettid 1, Fossettid 2 und Fossettid 4) (Abb. 4-19).



**Abb. 4-21:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils der linken (**A**, gespiegelt) und rechten (**B**) unteren Molaren von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*. Ansicht von mesiolingual. Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Blau: Fossettid 1; Grün: Fossettid 2; Gelb: Fossettid 3; Orange: Fossettid 4; Rot: Fossettid 5. Die Pfeile markieren Aufspaltungen.

In frühen Abkaustadien sind Flexid IV und Flexid V miteinander verbunden. Dies ist in den m2 sowie in den unangekauften m3 zu erkennen. Im weiteren Verlauf der Abkautung geht zuerst die Verbindung von Flexid IV zum äußeren Schmelzband verloren, dann erst wird es von Flexid V isoliert. Neben Flexid IV werden auch Flexid I und Flexid II sehr früh

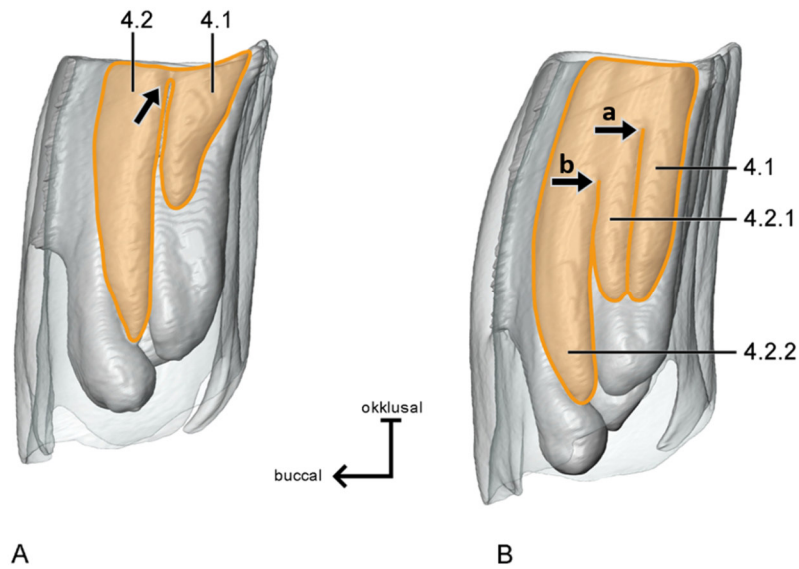
nach Beginn der Abkautung isoliert. Die Verbindung von Flexid III zum äußeren Schmelzband bleibt etwas länger bestehen (**Abb. 4-20 A**). Flexid V wird erst deutlich später isoliert und reicht bei den m3 fast bis über die gesamte Zahnhöhe (**Abb. 4-20 B**). Mit fortschreitender Abkautung erfolgt zunächst die Trennung von Fossettid 4 und Flexid V. Des Weiteren spalten sich Fossettid 1, Fossettid 2 und Fossettid 4 in allen drei Molaren auf (**Abb. 4-21 & Abb. 4-22**). In den m2 spaltet sich Fossettid 4 sogar zwei Mal, so dass drei separate Elemente entstehen (Fossettid 4.1, Fossettid 4.2.1 und Fossettid 4.2.2) (**Abb. 4-22 B**). Einzig die Aufspaltung von Fossettid 4 in dem linken m3 ist nicht im rechten m3 zu finden (**Abb. 4-23**). In **Tab. 4-2** sind die Häufigkeiten der Aufspaltungen der jeweiligen Strukturen dargestellt.

Die lingual liegenden Infundibula werden zuerst geschlossen (Fossettid 1.1, Fossettid 2.1, Fossettid 4.1), daraufhin folgen etwa zeitgleich die restlichen Infundibula. Fossettid 5 reicht im m1 und m2 am weitesten nach apikal und erweitert sich, nachdem die anderen Infundibula geschlossen sind (**Abb. 4-24**). Solche Erweiterungen sind auch bei Fossettid 3 in allen drei Molaren zu finden, ebenfalls nachdem das distal gelegene Infundibulum (Fossettid 4.1) geschlossen wurde. Das umgebende Schmelzband endet ebenfalls kurz nach Schließung von Fossettid 5.

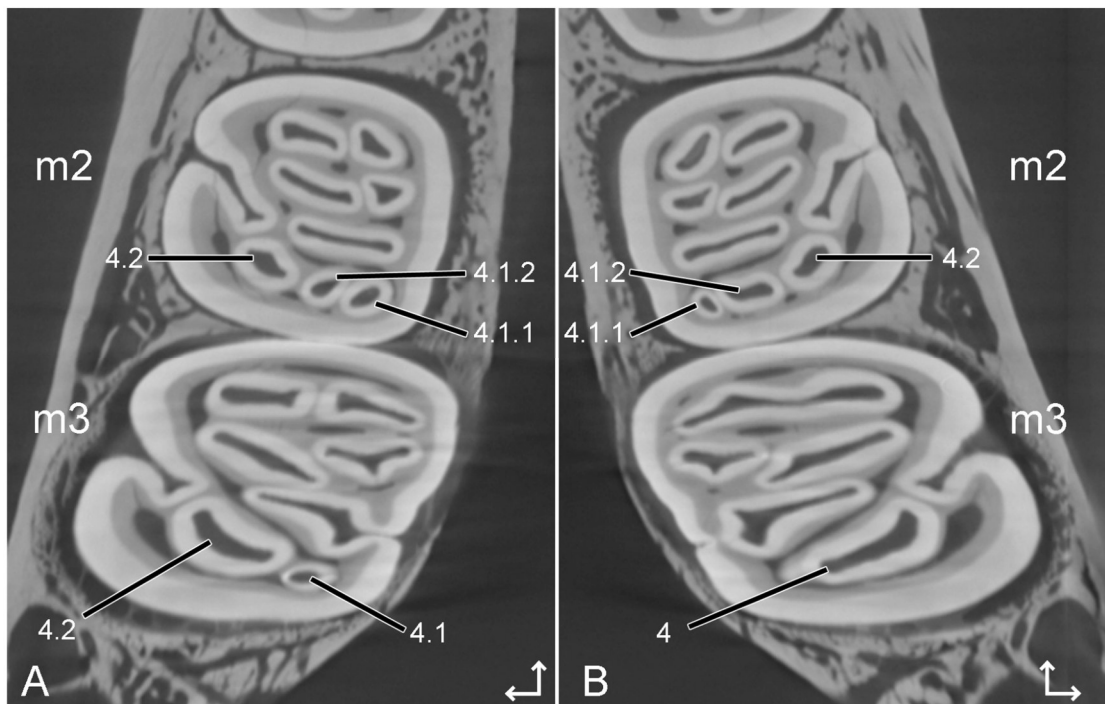
Die Breite der Schmelzbänder auf der Okklusalfäche unterscheidet sich nicht groß voneinander und verändert sich auch nicht über die gesamte Höhe des Zahns. Das umgebende Schmelzband ist dicker als der Schmelz der Flexide oder Fossettide.

**Tab. 4-2:** Aufspaltung der Strukturen der oberen und unteren Molaren von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*. Die Ziffern geben die Häufigkeit der Aufspaltung einer bestimmten Struktur an. <sup>1</sup>: Einschnürung ohne Entstehung separater Elemente. fd: Flexid; FS: Fossette; fsd: Fossettid; FX: Flexus.

<b>Oberkiefer</b>	<b>links</b>				<b>rechts</b>		
	<b>M1</b>	<b>M2</b>	<b>M3</b>		<b>M1</b>	<b>M2</b>	<b>M3</b>
FX I / FS 1	1	1	1		1	1	1
FX II / FS 2	0	0	0		0	0	0
FX III / FS 3	1	1	1		2	1	2
FX IV / FS 4	0	0	1		0	0	1
FX V / FS 5	1 <sup>1</sup>	1 <sup>1</sup>	1 <sup>1</sup>		1 <sup>1</sup>	1 <sup>1</sup>	1 <sup>1</sup>
<b>Unterkiefer</b>	<b>links</b>				<b>rechts</b>		
	<b>m1</b>	<b>m2</b>	<b>m3</b>		<b>m1</b>	<b>m2</b>	<b>m3</b>
fd I / fsd 1	1	1	1		1	1	1
fd II / fsd 2	1	1	1		1	1	1
fd III / fsd 3	0	0	0		0	0	0
fd IV / fsd 4	1	2	1		1	2	0
fd V / fsd 5	0	0	0		0	0	0

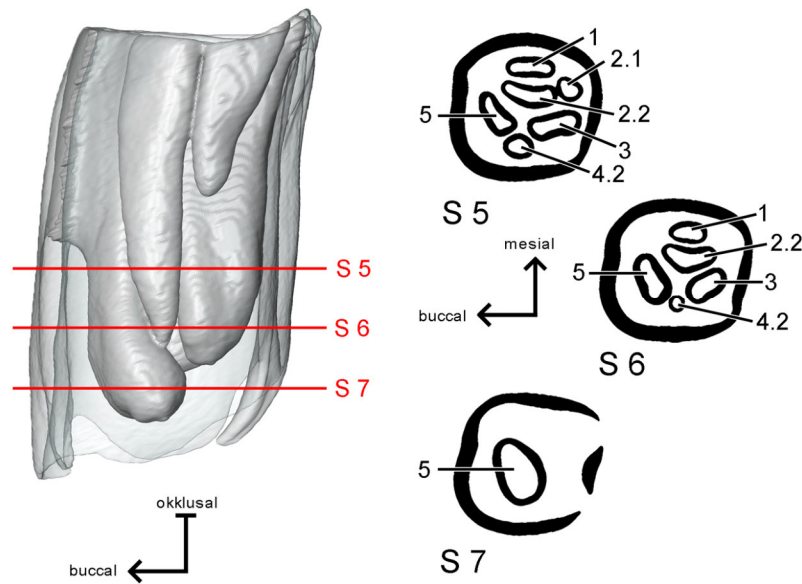


**Abb. 4-22:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils des m1 (A) und m2 (B) von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*. Ansicht von distal. Das umgebende Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. In orange markiert ist Fossettid 4. Dieses Fossettid spaltet im m1 einmal, im m2 sogar zwei Mal auf (Pfeile). a: erste Aufspaltung; b: zweite Aufspaltung.



**Abb. 4-23:** Ausschnitte aus dem µCT-Bilderstapel des Unterkiefers von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*. Fossette 4 spaltet sich sowohl im linken als auch im rechten m2 je zwei Mal auf, im linken m3 spaltet sie nur einmal und im rechten m3 gar nicht. A: m2 und m3 sin; B: m2 und m3 dex. Die dünnen Pfeile geben mesial (oben) und buccal an.



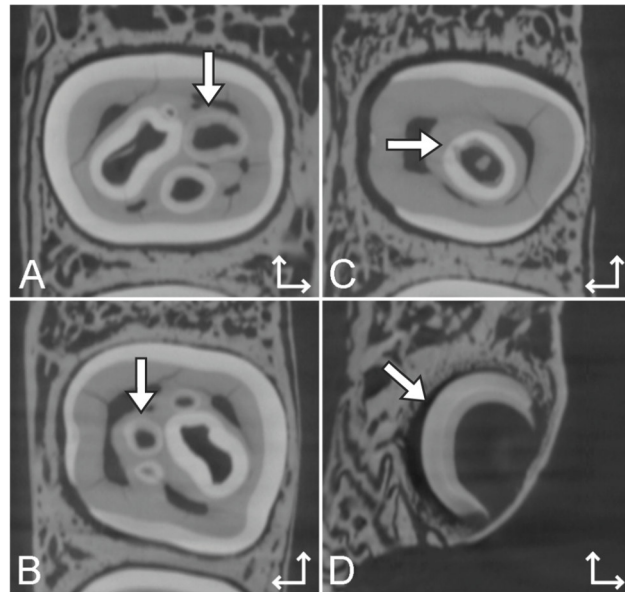


**Abb. 4-24:** Ausgewählte Schnittebenen (S) des m1 von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*. Mit zunehmender Abkautung (von S 5 zu S 7) erweitert sich Fosse 5. Im 3D-Modell links ist die Position der Schnittebenen dargestellt. Ansicht des Modells von mesial. Dargestellt ist jeweils der Schmelzanteil des Molaren. Nicht maßstabsgetreu.

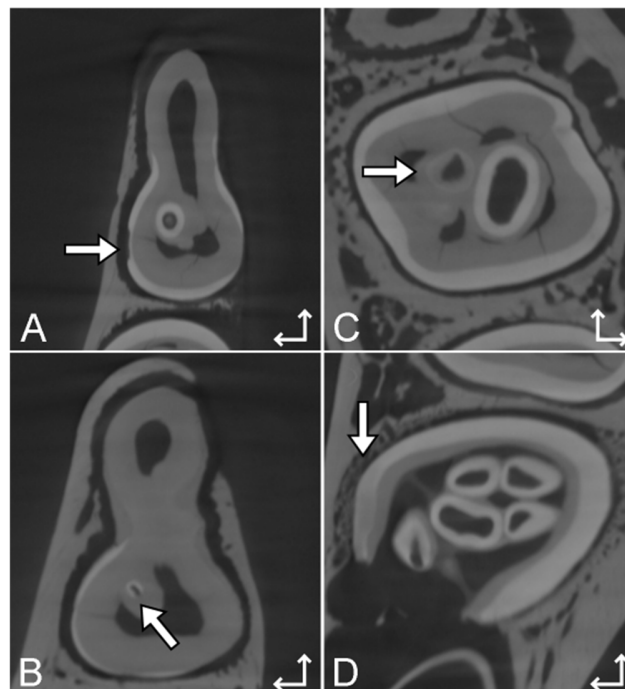
#### 4.2.1.3 Zustand der Mineralisation

Der Unterschied im Grauwert des Schmelzes in der oberen und unteren Backenbezahnung von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* tritt im apikalen Bereich auf. Häufig sind die im Oberkiefer buccal, im Unterkiefer lingual liegenden Infundibula betroffen (**Abb. 4-25 A & B & Abb. 4-26 C**). Der rechte M1 zeigt im inneren Bereich des Infundibulums eine kleine Ausbuchtung (**Abb. 4-25 C**). Der linke dp4 weist in seinem tiefsten Infundibulum eine Stelle auf, an der das Schmelzband durchbrochen zu sein scheint (**Abb. 4-26 B**). Dies ist so ähnlich auch im rechten dp4 zu finden. Ebenfalls im linken dp4 lässt sich ein Loch im äußeren Schmelzband finden (**Abb. 4-26 A**). Die M3/m3 zeigen im apikalen Bereich einen Grauwertunterschied des äußeren Schmelzbandes (**Abb. 4-25 D & Abb. 4-26 D**).





**Abb. 4-25:** Ausschnitte aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel des Oberkiefers von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*. Schmelz wird Hellgrau, Dentin, Zement und umgebender Knochen in dunklerem Grau dargestellt. Die dicken Pfeile zeigen Bereiche, in denen der Schmelzanteil einen geringeren Grauwert aufweist, der eher dem von Dentin und Zement ähnelt. **A:** M1 sin; **B:** M2 dex; **C:** M1 dex; **D:** M3 sin. Die dünnen Pfeile geben mesial (Pfeil nach oben) und buccal an.



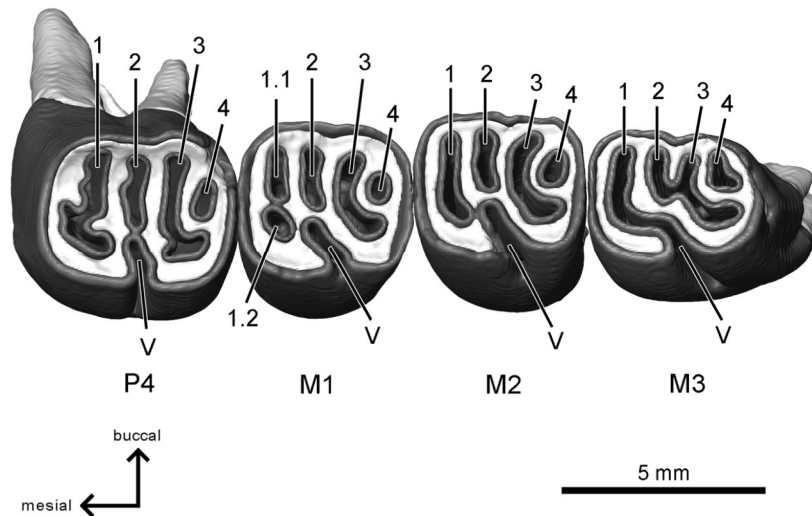
**Abb. 4-26:** Ausschnitte aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel des Unterkiefers von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*. Der Schmelz wird Hellgrau, Dentin, Zement und umgebender Knochen in dunklerem Grau dargestellt. Die dicken Pfeile geben Bereiche an, in denen der Grauwert des Schmelzes dem von Dentin und Zement ähnelt. **A:** dp4 sin; **B:** dp4 sin, weiter apikal als A; **C:** m1 dex; **D:** m3 sin. Die dünnen Pfeile geben mesial (Pfeil nach oben) und buccal an.

## 4.2.2 *Dasyprocta leporina*

### 4.2.2.1 Oberkiefer

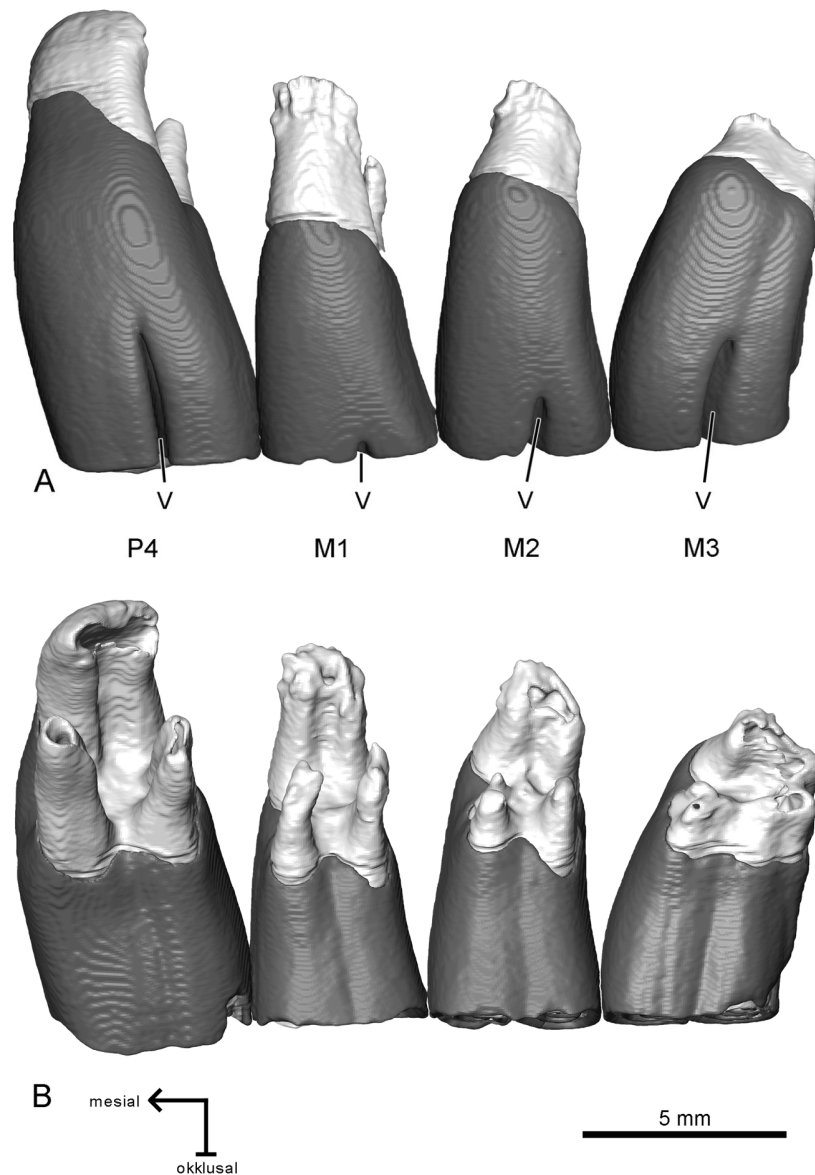
Von dem Exemplar STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* wurde die linke Zahnreihe des Oberkiefers untersucht. Es liegen P4 bis M3 im angekauten Zustand vor. Der größte Zahn in der Zahnreihe, sowohl in der Ausdehnung der Okklusalfäche als auch der Zahnhöhe, ist der P4. Der M1 ist deutlich kleiner, von M1 zu M3 nimmt die Zahngröße wieder zu (**Abb. 4-27**). Die Wurzeln sind in allen vier Zahnpositionen ausgebildet, im P4 und M3 aber noch nicht vollständig geschlossen (**Abb. 4-28**). Die Morphologie der Bezahnung ähnelt sehr der von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*, Unterschiede sind vor allem auf die fortgeschrittenere Abnutzung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* zurückzuführen. Das pentalophodonte Muster ist in allen vier Zahnpositionen gut zu erkennen (**Abb. 4-27**). Flexus I bis Flexus IV wurden bereits von dem umgebenden Schmelzband isoliert und liegen als Schmelzinseln vor. Einzig Flexus V ist noch als Schmelzfalte erhalten. Im M3 weisen Fossette 1 und Flexus V eine Verbindung auf, des Weiteren sind Fossette 2 und Fossette 3 im lingualen Bereich von Fossette 2 verbunden (**Abb. 4-27**). Wie bei ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* ist Fossette 1 des M1 in zwei separate Elemente aufgespalten (Fossette 1.1 und Fossette 1.2), im P4 zeigt sie eine beginnende Aufspaltung in zwei Elemente (**Abb. 4-27**). Im M2 von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* liegt Fossette 1 nur als ein Element vor, obwohl dieses Individuum ein fortgeschrittenes Abkaustadium aufweist als ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*, in dem sie bereits aufgespalten ist.

Da die buccal gelegenen Flexus von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* bereits vom umgebenden Schmelzband isoliert sind, kann keine Aussage über die Reihenfolge der Isolation dieser Elemente getroffen werden (**Abb. 4-28 B**). Mit weiterer Abkautung wird zunächst im M1 Flexus V isoliert, gefolgt von Flexus V des M2 und dann Flexus V des M3 und P4. Die Striae von Flexus V vom M3 und P4 reichen etwa über die Hälfte der noch vorliegenden Zahnhöhe dieser Zahnpositionen (**Abb. 4-28 A**). Mit zunehmender Abkautung kommt es zu der Trennung von Flexus V und Fossette 1, sowie von Fossette 2 und Fossette 3 des M3. Neben der schon vorliegenden Aufspaltung von Fossette 1 des M1 kommt es mit fortschreitender Abkautung auch zur endgültigen Aufspaltung von Fossette 1 des P4. Später spaltet sich auch Fossette 1 des M3 auf. Fossette 1 des M2 weist im apikalen Bereich nur eine leichte Andeutung der Separation in zwei Elemente auf. Wie auch in ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* ist in STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina*

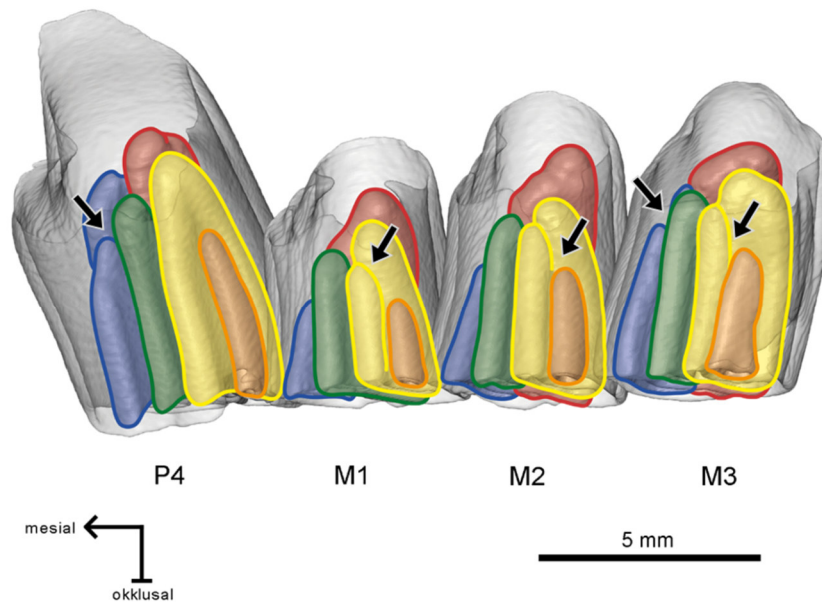


**Abb. 4-27:** 3D-Rekonstruktion der linken Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* in okklusaler Ansicht. Alle vier Zahnpositionen sind angekaut und zeigen ein pentalophodontes Muster. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

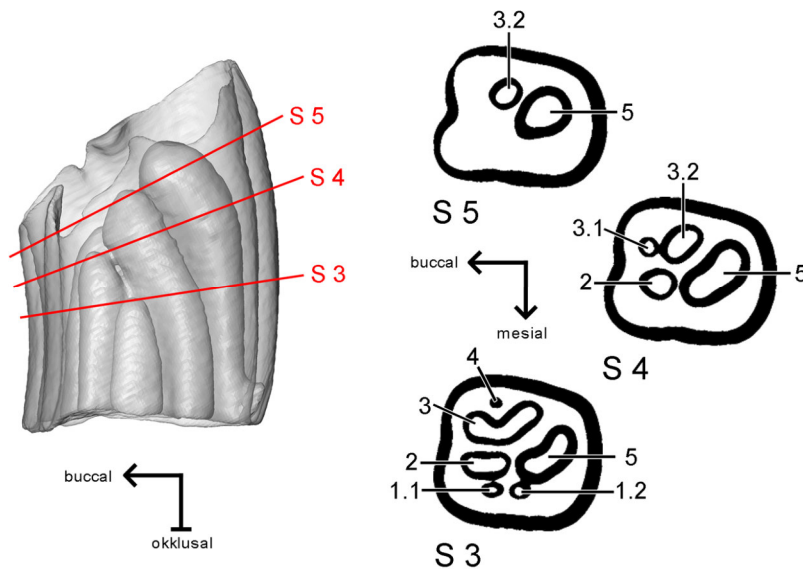
eine Aufspaltung von Fossette 3 in den Molaren zu finden (**Abb. 4-29**). Eine Aufspaltung von Fossette 4, wie in den M3 von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* oder die Einschnürungen von Fossette 5 sind in STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* nicht vorhanden. Eine Übersicht über die vorhandenen Aufspaltungen in der oberen Backenbezahnung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* ist in **Tab. 4-3** zu finden. Die Reihenfolge, in der die Fossetten sich schließen, entspricht der von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* (**Abb. 4-29**). Auch die Erweiterung von Fossette 5 nach dem Ende der übrigen Fossetten ist auch in STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* vorhanden (**Abb. 4-30**).



**Abb. 4-28:** 3D-Rekonstruktion der linken Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* in lingualer (**A**, gespiegelt) und buccaler (**B**) Ansicht. Bei allen vier Zahnpositionen sind die Wurzeln fast vollständig ausgebildet. In lingualer Ansicht ist die Spur von Flexus V zu erkennen. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.



**Abb. 4-29:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils der oberen Backenbezahnung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* in buccaler Ansicht. Das umgebende Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die einzelnen Fossetten sind farbig hinterlegt. Blau: Fossette 1; Grün: Fossette 2; Gelb: Fossette 3; Orange: Fossette 4; Rot: Fossette 5. Die Pfeile markieren Bereiche, in denen Fossetten aufspalten.



**Abb. 4-30:** Ausgewählte Schnittebenen (S) des M1 von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina*. Mit zunehmender Abkautung (von S 3 zu S 5) verbreitert sich Fossette 5. Dargestellt ist jeweils nur der Schmelzanteil. Die Lage und Orientierung der Schnittebenen ist dem Modell links zu entnehmen. Ansicht des Modells von distal. Nicht maßstabsgetreu.

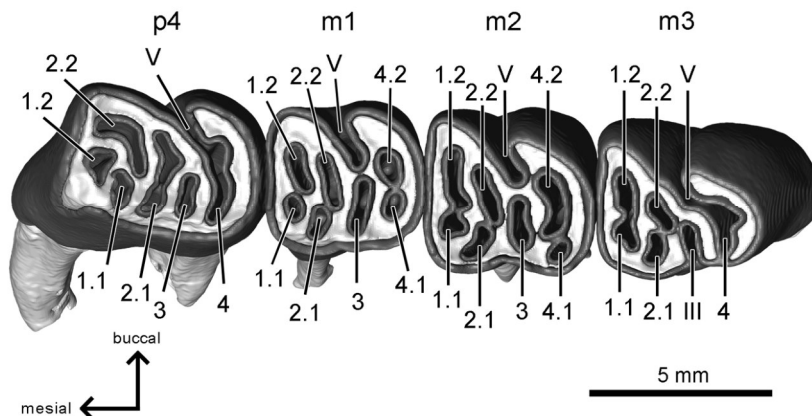
#### 4.2.2.2 Unterkiefer

Von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* wurde die linke untere Backenbezahnung untersucht. Alle vier Zahnpositionen (p4 – m3) sind vorhanden und angekauft. Der p4 weist die größte mesiodistale Ausdehnung auf. Der m1 und der m2 sind etwa gleich groß, der m3 etwas kleiner, da er im distalen Bereich schmaler ist als mesial. Die Molaren zeigen ein pentalophodontes Muster, dieses ist beim p4 nicht so deutlich zu erkennen (**Abb. 4-31**). Hier liegt im mesialen Bereich eine zusätzliche Falte vor, die möglicherweise von Flexid I oder Flexid II abgespalten ist. Der p4 ist nicht nur von der mesiodistalen Ausdehnung der größte Zahn der Zahnreihe, sondern weist auch die größte Kronenhöhe auf (**Abb. 4-32**). Die Wurzeln (im p4 eine mesial, eine distal; in den drei Molaren je zwei mesial und zwei distal) aller vier Zahnpositionen sind ausgebildet (**Abb. 4-32**).

Die Morphologie entspricht der von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*. Unterschiede sind, wie im Oberkiefer, vor allem auf das unterschiedliche Abkaustadium zurückzuführen. Auffällig ist die Morphologie des p4. Während der P4 molariform ausgeprägt ist, liegen im p4 mesial zusätzliche Fossettide vor, die auf eine y-förmige Aufspaltung von Fossettid 2 zurückzuführen sein könnten (**Abb. 4-31**).

In dem hier vorliegenden Abkaustadium sind fast alle Flexide der verschiedenen Zahnpositionen von dem äußeren Schmelzband isoliert und liegen als Fossettide vor, einzig Flexid V weist noch eine Verbindung zum äußeren Schmelzband auf. Zusätzlich dazu besteht im p4 und m3 eine Verbindung von Flexid V und Fossettid 4. Der Großteil der Fossettide ist in diesem Abkaustadium aufgespalten (**Abb. 4-31**).

Mit zunehmender Abkautrennung trennt sich zunächst im m1 Flexid V vom äußeren Schmelzband, dann auch im m2 und schließlich im m3 und p4. Dabei reicht das Striid von Flexid V im m3 und p4 annähernd zur Kronenbasis (**Abb. 4-32 B**). Recht früh mit fortschreitender Abkautrennung werden die Verbindungen von Flexid V zu Fossettid 4 des p4 und des m3 getrennt. Neben den bereits auf der Okklusalfäche vorliegenden Aufspaltungen sind mit zunehmender Abkautrennung weitere Aufspaltungen zu finden (**Abb. 4-33**). Zumindest in den Molaren entsprechen diese Aufspaltungen denen in ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*, sogar bis zu der doppelten Aufspaltung von Fossettid 4 des m2. Der p4 zeigt ähnliche Aufspaltungen wie die Molaren, mit Ausnahme der Aufteilung von Fossettid 2 in einen mesialen und distalen Bereich, der schon auf der Okklusalfäche zu erkennen ist. Außerdem zeigt der p4 zwei kleinere Aufspaltungen von Fossettid 4. In **Tab. 4-3** sind die Aufspaltungen der unterschiedlichen Strukturen zusammengefasst.

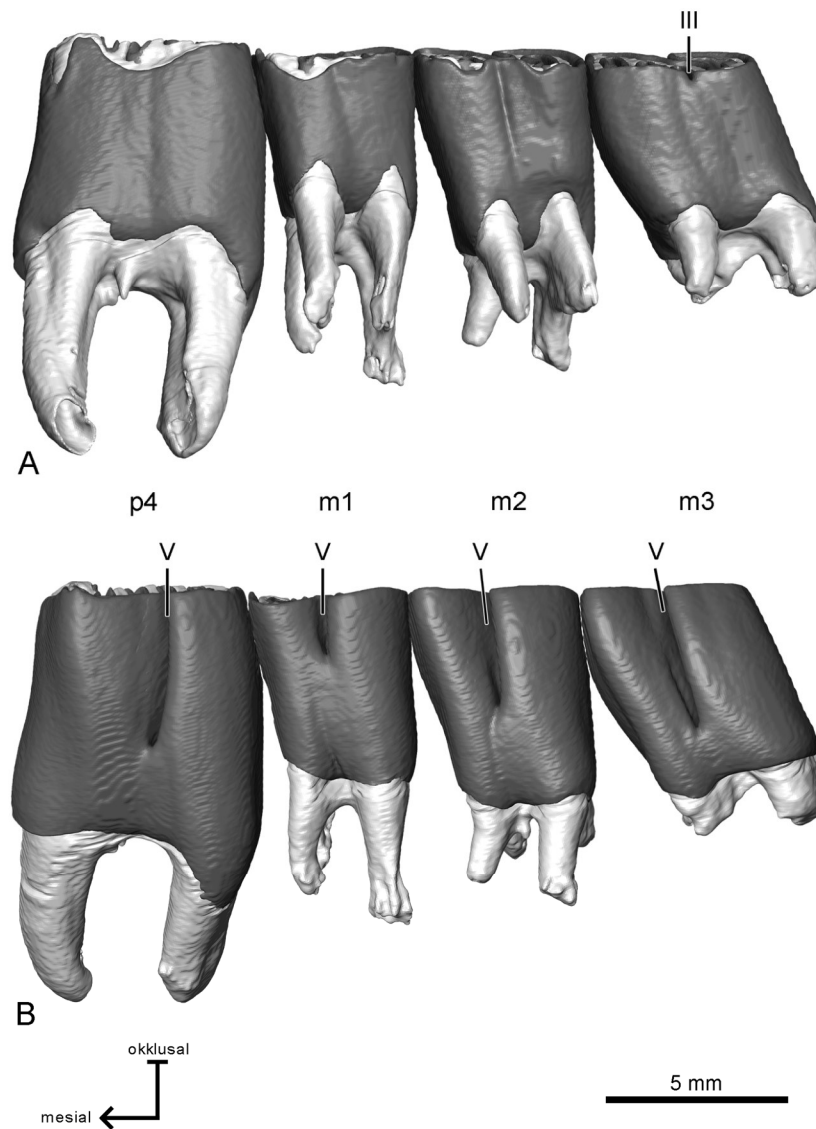


**Abb. 4-31:** 3D-Rekonstruktion der linken unteren Backenbezahnung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* in okklusaler Ansicht (gespiegelt). Alle vier Zahnpositionen sind angekaut und zeigen das tetralophodonte Muster. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

Wie auch bei ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* enden zunächst die lingual liegenden Elemente, dann folgen die buccal liegenden etwa auf einer Höhe (**Abb. 4-33**). Fossettid 5 reicht allerdings nicht sehr viel weiter nach apikal als die übrigen Elemente. Eine Verbreiterung von Fossettid 5, nachdem die übrigen Fossettide geschlossen sind, wie in ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*, ist demnach hier nur in geringfügigem Ausmaß zu finden.

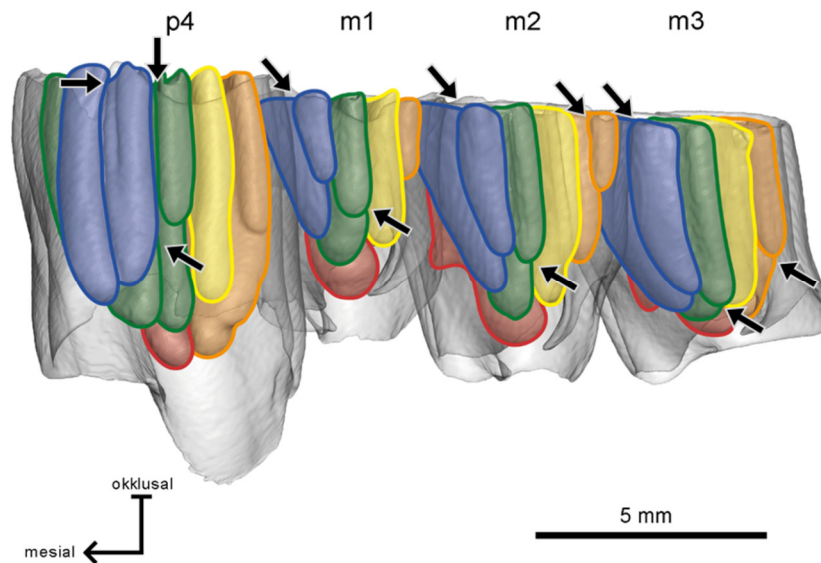
**Tab. 4-3:** Aufspaltung der Strukturen der oberen und unteren Backenbezahnung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina*. Die Ziffern geben die Häufigkeit der Aufspaltung an. <sup>1</sup>: ganz apikal spaltet sich ein winziges Stück ab. <sup>2</sup>: eine der beiden Aufspaltungen bezieht sich auf die Trennung des mesialen und distalen Flexids. <sup>3</sup>: beide Aufspaltungen sind nur sehr klein. fd: Flexid; FS: Fossette; fsd: Fossettid; FX: Flexus.

Oberkiefer	P4	M1	M2	M3	Unterkiefer	p4	m1	m2	m3
FX I / FS 1	1	1	0	1	fd I / fsd 1	1	1	1	1
FX II / FS 2	0	0	0	0	fd II / fsd 2	2 <sup>2</sup>	1	1	1
FX III / FS 3	0	1	1	1	fd III / fsd 3	0	0	0	0
FX IV / FS 4	0	0	0	0	fd IV / fsd 4	2 <sup>3</sup>	1	2	1
FX V / FS 5	1 <sup>1</sup>	0	0	0	fd V / fsd 5	0	0	0	0



**Abb. 4-32:** 3D-Rekonstruktion der linken unteren Backenbezahnung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* in lingualer (**A**, gespiegelt) und buccaler (**B**) Ansicht. Alle vier Zahnpositionen sind angekauft, die Wurzeln sind vollständig ausgebildet. An der Seitenwand ist in buccaler Ansicht die Spur von Flexid V zu erkennen (**B**). Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

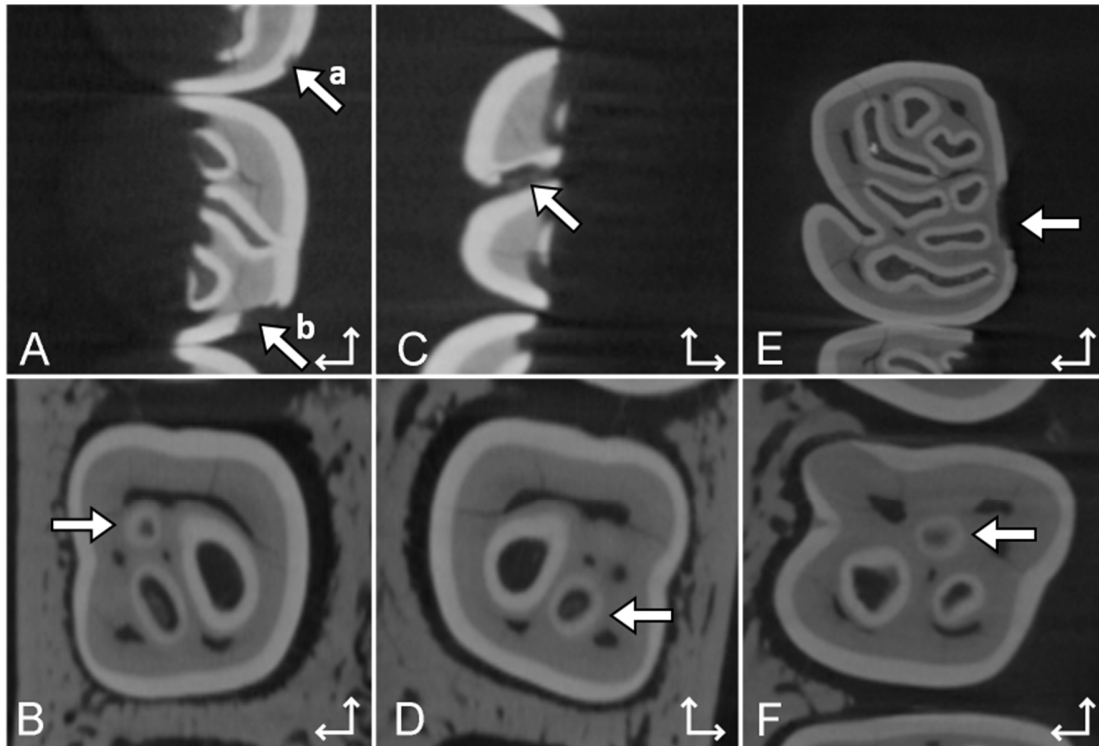




**Abb. 4-33:** 3D-Rekonstruktion der linken unteren Backenbezahnung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* in lingualer Ansicht (gespiegelt). Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die verschiedenen Fossettid sind farblich hinterlegt. Blau: Fossettid 1; Grün: Fossettid 2; Gelb: Fossettid 3; Orange: Fossettid 4; Rot: Fossettid 5. Die dicken Pfeile zeigen Aufspaltungen der verschiedenen Strukturen.

#### 4.2.2.3 Zustand der Mineralisation

Ähnliche Grauwerte von Schmelz und Dentin sind bei der Ober- und Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* vor allem in den apikalen Bereichen von einigen Infundibula zu finden, wie etwa im linken und rechten M1 oder im linken m1 (**Abb. 4-34 B, D & F**). Des Weiteren zeigt das äußere Schmelzband an einigen Stellen Löcher (**Abb. 4-34 A, C & E**).



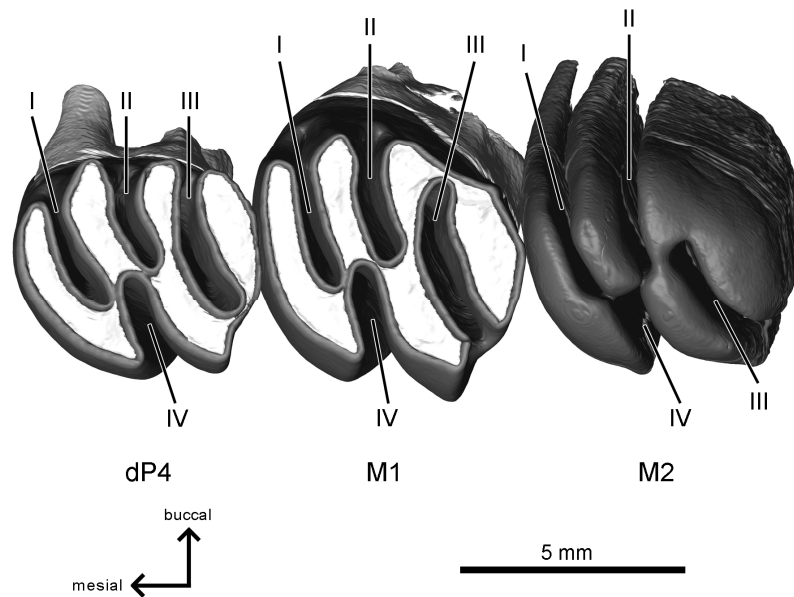
**Abb. 4-34:** Ausschnitte aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina*. Schmelz wird in hellerem Grau, Dentin, Zement und umgebender Knochen in dunklerem Grau dargestellt. Die dicken Pfeile zeigen Bereiche, in denen der Grauwert von Schmelz von den normalen Werten abweicht oder an denen Löcher im Schmelz zu finden sind. **A:** M1 dex; **B:** M1 dex, weiter apikal als A; **C:** M2 sin; **D:** M1 sin; **E:** p4 sin; **F:** m1 sin. Die dünnen Pfeile geben mesial (Pfeil nach oben) und buccal an.

### 4.3 *Myocastor coypus*

#### 4.3.1 STIPB M 6257 *Myocastor coypus*

##### 4.3.1.1 Oberkiefer

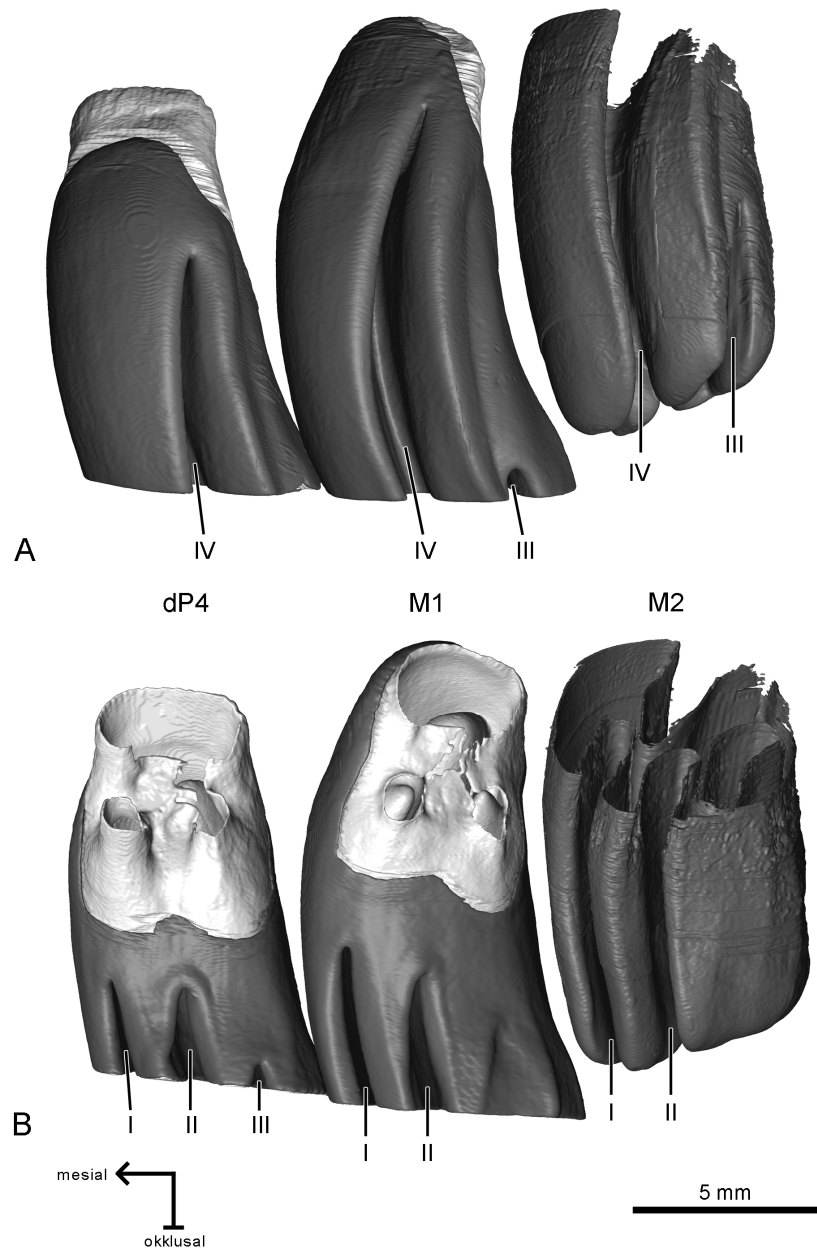
Von dem Oberkiefer von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* wurde die rechte Backenbezahnung rekonstruiert. Der dP4 und der M1 sind in Benutzung, der M2 wird gerade gebildet (**Abb. 4-35**). Die Wurzeln des dP4 und M1 sind vorhanden, die Bildung aber noch nicht abgeschlossen (**Abb. 4-36**). Der dP4 und der M1 zeigen lingual je eine große, buccal zwei kleine Wurzeln. Da es sich um ein juveniles Exemplar handelt, ist der M3 noch nicht angelegt, im  $\mu$ CT-Scan ist keinerlei Anlage für den Zahnkeim zu erkennen. Die vorhandenen Zahnpositionen zeigen eine Krümmung nach buccal. Alle vorliegenden Zahnpositionen zeigen ein tetralophodontes Muster. Dabei liegen alle Strukturen noch



**Abb. 4-35:** 3D-Rekonstruktion der rechten Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* in okklusaler Ansicht (gespiegelt). Der dP4 und der M1 sind in Benutzung, der M2 ist noch nicht eruptiert. Der M3 ist noch nicht angelegt. Alle drei Zahnpositionen zeigen ein tetralophodontes Muster, wobei Flexus III im M1 und M2 eine Verbindung zu dem lingualen anstelle des buccalen Bereichs des Zahns aufweist. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

als Einfaltungen vor (**Abb. 4-35**). Im dP4 lassen sich drei Flexus buccal und einer lingual finden, während sowohl der M1 als auch der unangekaute M2 jeweils zwei Flexus lingual sowie buccal besitzen. Zusätzlich ist im unangekauften Zustand eine Verbindung von Flexus I und Flexus IV, sowie von Flexus II und Flexus IV zu finden, die allerdings mit beginnender Abkautung schnell verschwindet.

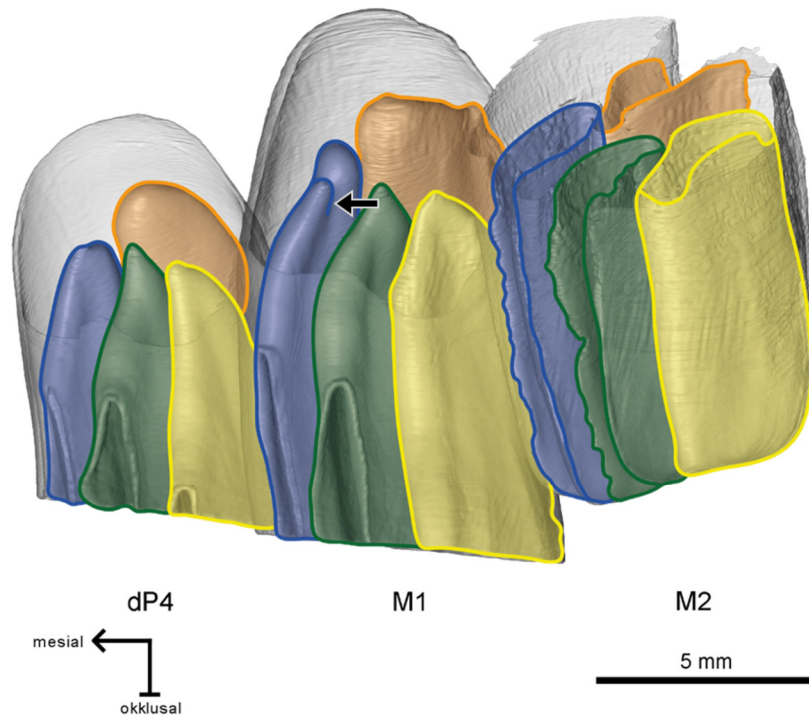
Die einzelnen Flexus verlaufen parallel zueinander und annähernd quer über die Okklusalfäche, mit leichter Neigung in distolingual-mesiobuccale Richtung (**Abb. 4-35**). Mit zunehmender Abkautung wird zunächst Flexus III isoliert, als nächstes folgen, etwa auf einer Höhe, Flexus I und Flexus II. Der M2 ist noch nicht so weit gebildet, dass hier eine Isolation von Flexus I und Flexus II erfolgt ist (**Abb. 4-36 B**). Erst kurz vor dem Kronen-Wurzel-Übergang wird Flexus IV isoliert (**Abb. 4-36 A**). Flexus I, Flexus II und Flexus III enden etwa auf einer Höhe, bei dem M1 reicht Flexus I nur ein klein wenig weiter nach apikal als die anderen. Als letztes endet Flexus IV; dieser schließt sich kurz nach seiner Isolation vom umgebenden Schmelzband (**Abb. 4-37**). Kurz vor der Schließung spaltet sich ein sehr kleines Element von Flexus I ab, das fast sofort wieder verschwindet (**Abb. 4-37**). Über einen großen Teil der Zahnhöhe bleibt die lingobuccale Ausdehnung der Infundibula konstant und nimmt erst in einem späten Abkaustadium ab (**Abb. 4-37**). Die Flexus liegen zum Teil sehr nah beieinander, eine Verbindung der



**Abb. 4-36:** 3D-Rekonstruktion der rechten oberen Backenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* in lingualer (A) und buccaler (B, gespiegelt) Ansicht. Der dP4 und der M1 sind in Benutzung, die Wurzeln sind schon zum Teil ausgebildet. Der M2 ist noch nicht eruptiert und noch nicht vollständig mineralisiert. Der M3 ist noch nicht angelegt. In Seitenansicht sind von lingual (A) die Einfaltungen von Flexus IV und im M1 und M2 auch von Flexus III zu erkennen, von buccal (B) sind die Einfaltungen von Flexus I und II, im dP4 auch von Flexus III zu erkennen. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

Strukturen kommt allerdings nicht zustande (Abb. 4-35).

Das umgebende Schmelzband endet buccal deutlich früher als lingual, noch bevor die Infundibula geschlossen werden. Auf der lingualen Seite endet es erst nach der Schließung der Infundibula.



**Abb. 4-37:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils der rechten oberen Backenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* in buccaler Ansicht (gespiegelt). Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die innen liegenden Infundibula sind farbig markiert. Blau: Flexus I; Grün: Flexus II; Gelb: Flexus III; Orange: Flexus IV. Der Pfeil verweist auf die Aufspaltung von Flexus I.

Die Schmelzbanddicke ist annähernd überall und durchgehend gleich, mit Ausnahme des äußeren Schmelzes an der buccalen Seite, der in späteren Abkaustadien dünner wird und auch als erstes endet. Im M2 ist die Abnahme der Schmelzbanddicke im apikalen Bereich durch die noch nicht vollständig abgeschlossene Mineralisation zu erklären. Aufspaltungen von Elementen sind mit Ausnahme einer sehr kleinen Aufspaltung von Flexus I des M1 keine zu finden (**Tab. 4-4**). Da die Bildung des M2 noch nicht vollständig abgeschlossen ist, kann hier keine Aussage über mögliche Aufspaltungen im apikalen Bereich gemacht werden.

**Tab. 4-4:** Aufspaltungen in der oberen Backenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus*. Die Ziffern geben die Häufigkeit der Aufspaltung einer Struktur an. <sup>1</sup>: M2 nach apikal noch nicht vollständig gebildet; <sup>2</sup>: winzige Aufspaltung im apikalen Bereich; FS: Fossette; FX: Flexus.

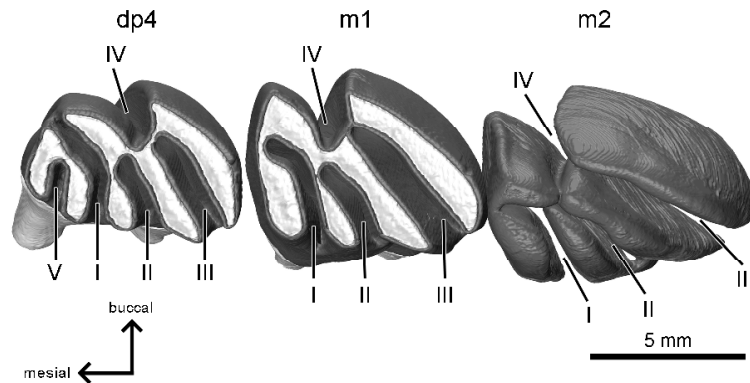
	dP4	M1	M2 <sup>1</sup>
FX I / FS 1	0	1 <sup>2</sup>	0
FX II / FS 2	0	0	0
FX III / FS 3	0	0	0
FX IV / FS 4	0	0	0

#### 4.3.1.2 Unterkiefer

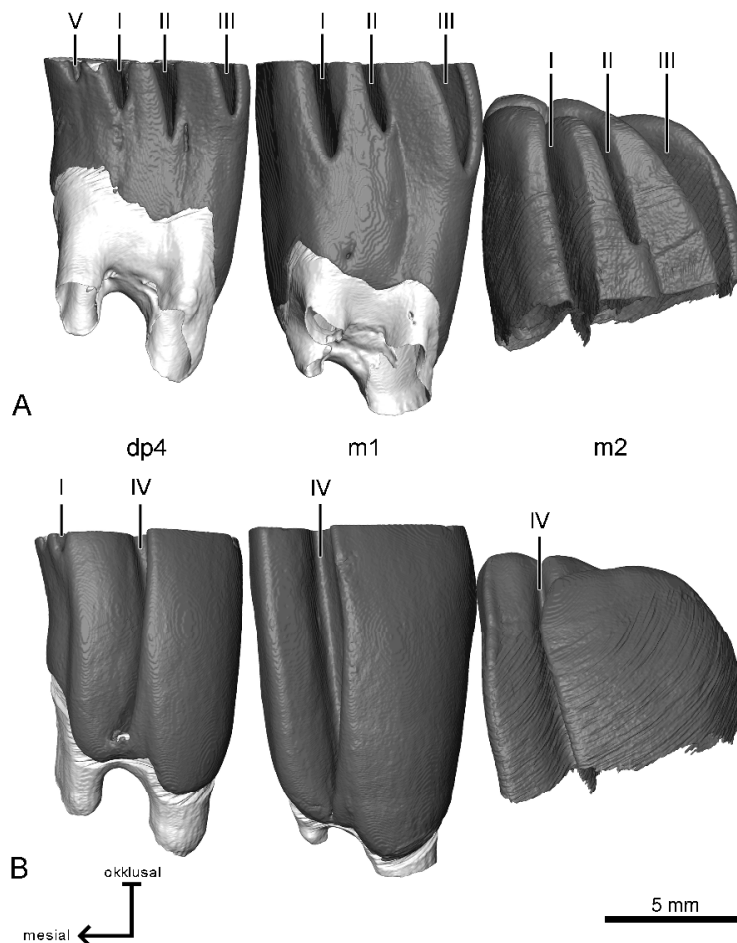
Im Unterkiefer von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* wurde die linke Backenbezahnung rekonstruiert. Es lagen der dp4 und der m1 eruptiert und angekaut vor, der m2 ist noch nicht eruptiert und zeigt demnach noch keine Abnutzungsspuren (**Abb. 4-38**). Der m3 ist noch nicht angelegt. Die Wurzeln von dp4 und m1 sind ausgebildet, aber noch nicht geschlossen, an dem m2 ist noch keine Wurzelbildung zu erkennen (**Abb. 4-39**).

Insgesamt zeigen der dp4 und der m1 je zwei kleine Wurzeln mesial sowie distal. Die Bezahnung zeigt eine leichte Krümmung nach lingual.

Der dp4 ist pentalophodont ausgebildet, der m1 und m2 tetralophodont. Sämtliche Einfaltungen aller drei Zahnpositionen liegen noch als Flexide vor (**Abb. 4-38**). Lingual sind drei bzw. im dp4 vier Flexide zu finden, buccal nur einer. Im dp4 weist Flexid I zusätzlich eine Verbindung zu dem buccalen Bereich des äußeren Schmelzbandes auf (**Abb. 4-38**). Im unangekauften m2 sind Flexid I und Flexid II über einen längeren Zeitraum miteinander verbunden und trennen sich erst kurz vor dem jetzt im m2 vorliegenden Zustand (**Abb. 4-41 B**). Auch Flexid III und Flexid IV sind im m2 miteinander verbunden und trennen sich erst später mit zunehmender Abkautung (**Abb. 4-41 A**). Flexid I, Flexid II und Flexid III und im dp4 Flexid V weisen einen schrägen Verlauf von distolingual nach mesiobuccal über die Okklusalfäche auf und sind annähernd parallel zueinander. Der linguale Bereich von Flexid I ist etwas nach mesial abgelenkt (**Abb. 4-38**). Flexid IV reicht kaum über die Hälfte der Okklusalfäche und ist eher buccolingual orientiert, die Einfaltung ist hier deutlich breiter als bei den Flexiden auf der lingualen Seite (**Abb. 4-38**). Recht früh mit weiterer Abkautung wird Flexid V des dp4 isoliert. Später folgen dann Flexid I, Flexid III und Flexid II, wobei die Reihenfolge innerhalb der verschiedenen Zahnpositionen der Zahnreihe variieren kann (**Abb. 4-39 A**). So wird im dp4 zunächst Flexid I isoliert, gefolgt von Flexid III und daraufhin erst Flexid II. Im m1 und m2 wird zuerst Flexid II isoliert, daraufhin folgt im m1 Flexid I und dann Flexid II (**Abb. 4-39 A**). Der m2 ist noch nicht so weit gebildet, dass hier eine Aussage über die Isolation der übrigen Flexide getroffen werden kann. Als letztes, praktisch gleichzeitig mit dem Ende des äußeren Schmelzbandes, wird auch Flexid IV isoliert (**Abb. 4-39 B**). Flexid V des dp4 ist das erste, das sich schließt, schon etwa nach der Hälfte der noch vorliegenden Zahnhöhe des dp4 (**Abb. 4-40**). Deutlich später enden kurz nacheinander Flexid I, Flexid II und Flexid III. Als letztes, direkt nach der Isolation vom äußeren Schmelzband, endet Flexid IV (**Abb. 4-40**). Die buccolinguale Ausdehnung der Infundibula bleibt über den größten Teil gleich, erst gegen Ende verjüngen sich die Infundibula etwas (**Abb. 4-40**).

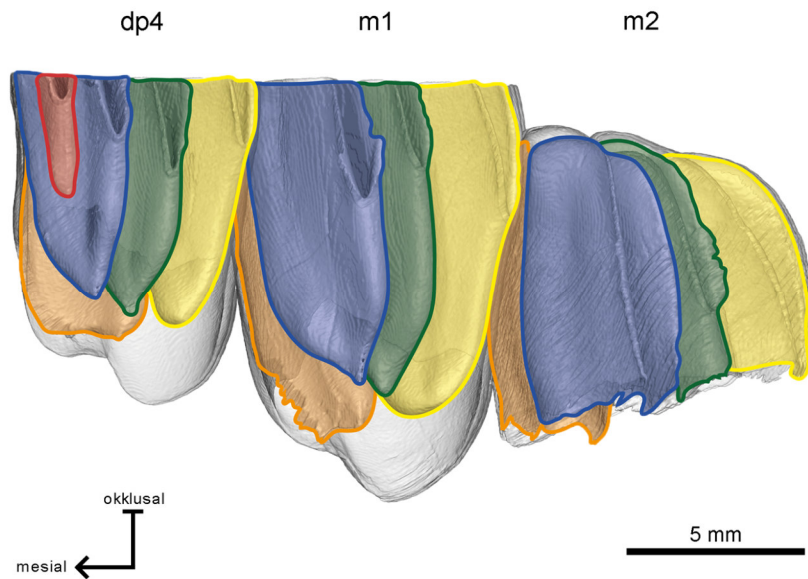


**Abb. 4-38:** 3D-Rekonstruktion der linken unteren Backenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* in Okklusalanzeige (gespiegelt). Der dp4 und m1 sind in Benutzung, der m2 ist noch nicht eruptiert, der m3 noch nicht angelegt. Der m1 und m2 zeigen ein tetralophodontes Muster, der dp4 ist pentalophodont. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

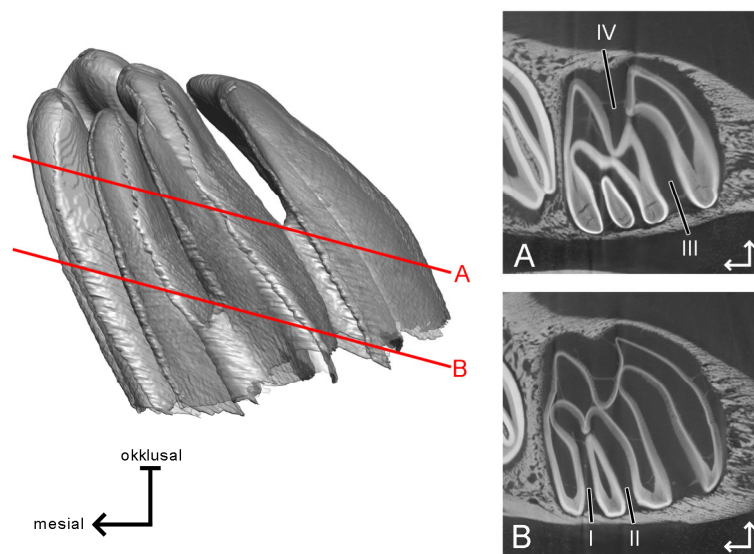


**Abb. 4-39:** 3D-Rekonstruktion der linken unteren Backenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* in lingualer (A, gespiegelt) und buccaler (B) Ansicht. Der dp4 und m1 sind in Benutzung, die Wurzeln schon zum Teil ausgebildet. Der m2 ist noch nicht eruptiert und noch nicht vollständig gebildet. In Seitenansicht sind von lingual (A) die Einfaltungen von Flexid I, Flexid II und Flexid III zu erkennen, bei dem dp4 zusätzlich von Flexid V. Buccal (B) ist die Einfaltung von Flexid IV zu erkennen. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.





**Abb. 4-40:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils der linken unteren Backenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* in lingualer Ansicht (gespiegelt). Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die innen liegenden Infundibula sind farbig markiert. Blau: Flexid I; Grün: Flexid II; Gelb: Flexid III; Orange: Flexid IV; Rot: Flexid V.



**Abb. 4-41:** Ausschnitte aus dem µCT-Bilderstapel des m2 von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* (rechts) und ihre Position im 3D-Modell (links). Die Schnittebenen stellen keine zukünftigen Okklusalfächen dar, sondern sind durch die Orientierung des Bilderstapels festgelegt. **A:** Trennung von Flexid III und Flexid IV; **B:** Trennung von Flexid I und Flexid II. Die dünnen Pfeile geben mesial (links) und buccal an.

Das umgebende Schmelzband endet lingual etwas früher als buccal (**Abb. 4-39**).

In keiner der Strukturen ist eine Aufspaltung in mehrere Elemente zu finden.



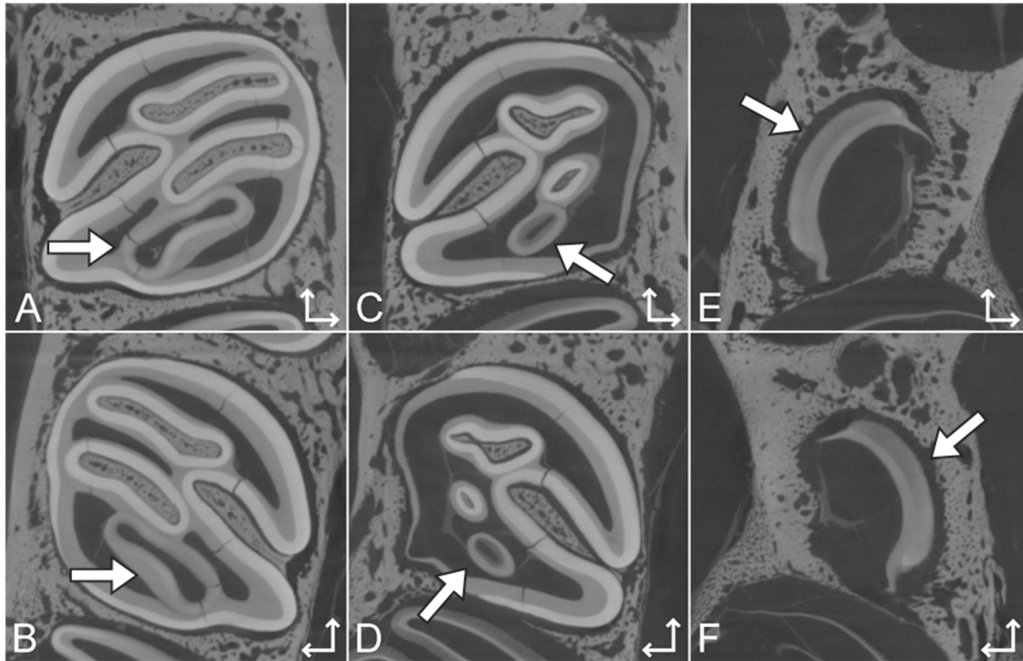
#### 4.3.1.3 Zustand der Mineralisation

In der Ober- als auch in der Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* lassen sich immer wieder Abweichungen in den Grauwerten finden (**Abb. 4-42 & Abb. 4-43**). Dies betrifft nicht nur den internen Bereich der Infundibula (**Abb. 4-42 A-D & Abb. 4-43 A-C, E & F**), sondern auch das umgebende Schmelzband (**Abb. 4-42 E & F & Abb. 4-43 D**). Grauwertänderungen des äußeren Schmelzbandes sind vor allem apikal zu finden (**Abb. 4-42 E & F & Abb. 4-43 D**), allerdings zeigt das äußere Schmelzband bei genauerer Betrachtung im apikalen Bereich der oberen M1 (**Abb. 4-42 E & F**) ein leicht fransiges Aussehen, das auf eine noch unvollständige Mineralisation dieser Bereiche hindeutet. Im internen Bereich können Grauwertänderungen auch deutlich früher auftreten, allerdings sind meist zumindest Flexus I bis Flexus III bzw. Flexid I bis Flexid III bereits isoliert (**Abb. 4-42 A & B & Abb. 4-43 B, E & F**).

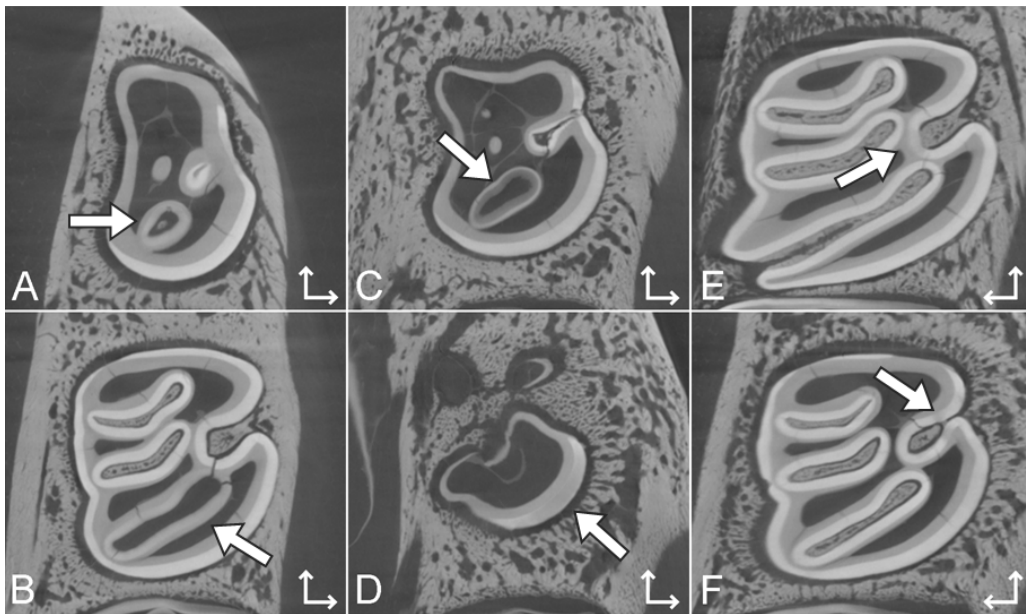
Auffällig ist, dass die Grauwertänderung von Fossette 3 im Oberkiefer sowohl im linken als auch im rechten M1 zu finden ist (**Abb. 4-42 A & B**). Diese tritt recht früh auf und zieht sich bis nach apikal hin, bis das Infundibulum schließt (**Abb. 4-42 C & D**). Im apikalen Bereich ist der Grauwert des Schmelzes sogar geringer als der für Dentin. Auch die Grauwertänderungen im äußeren Schmelzband sind sowohl im rechten als auch im linken M1 zu finden (**Abb. 4-42 E & F**).

Im Unterkiefer ist im rechten m1 ebenfalls bei Fossettid 3 in einem recht frühen Stadium eine Grauwertänderung zu finden, die das gesamte Schmelzband des Fossettids betrifft (**Abb. 4-43 B**) und sich bis zum Ende des Infundibulums durchzieht (**Abb. 4-43 C**). Wie auch bei den M1 ist gegen Ende des Infundibulums der Grauwert des Schmelzes geringer als der des umgebenden Dentins (**Abb. 4-43 C**).

Neben diesen großflächigen Unterschieden sind auch kleinere Stellen zu finden, in denen der Grauwert abweicht (**Abb. 4-43 E & F**).



**Abb. 4-42:** Ausschnitte aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel des Oberkiefers von STIPB M 6257 *Myocastor coypus*. Der Schmelz wird in hellem Grau, Dentin, Zement und Knochen in dunklerem Grau dargestellt. Die dicken Pfeile geben Bereiche an, in denen der Grauwert des Schmelzes sich von den normalen Werten für Schmelz unterscheidet. **A:** M1 dex; **B:** M1 sin; **C:** M1 dex, weiter apikal als A; **D:** M1 sin, weiter apikal als B; **E:** M1 dex, weiter apikal als C; **F:** M1 sin, weiter apikal als D. Die dünnen Pfeile geben mesial (Pfeil nach oben) und buccal an.



**Abb. 4-43:** Ausschnitte aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel des Unterkiefers von STIPB M 6257 *Myocastor coypus*. Der Schmelz wird in hellem Grau, Dentin, Zement und Knochen in dunklerem Grau dargestellt. Die dicken Pfeile geben Bereiche an, in denen der Grauwert des Schmelzes sich von den normalen Werten für Schmelz unterscheidet. **A:** dp4 dex; **B:** m1 dex; **C:** m1 dex, weiter apikal als B; **D:** m1 dex, weiter apikal als C; **E:** m1 sin; **F:** m1 sin, weiter apikal als E. Die dünnen Pfeile geben mesial (Pfeil nach oben) und buccal an.

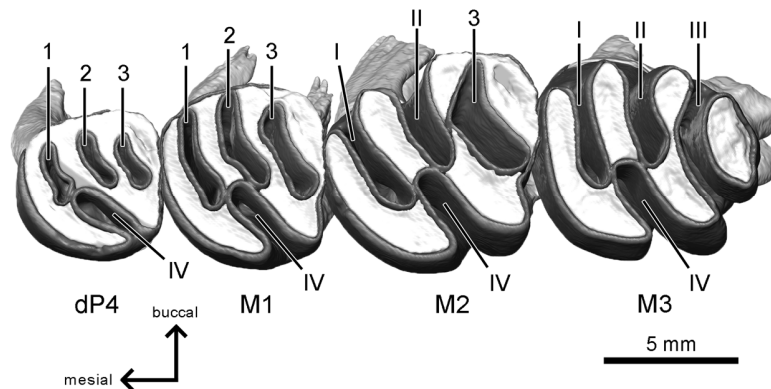
### 4.3.2 STIPB M 1122 *Myocastor coypus*

#### 4.3.2.1 Oberkiefer

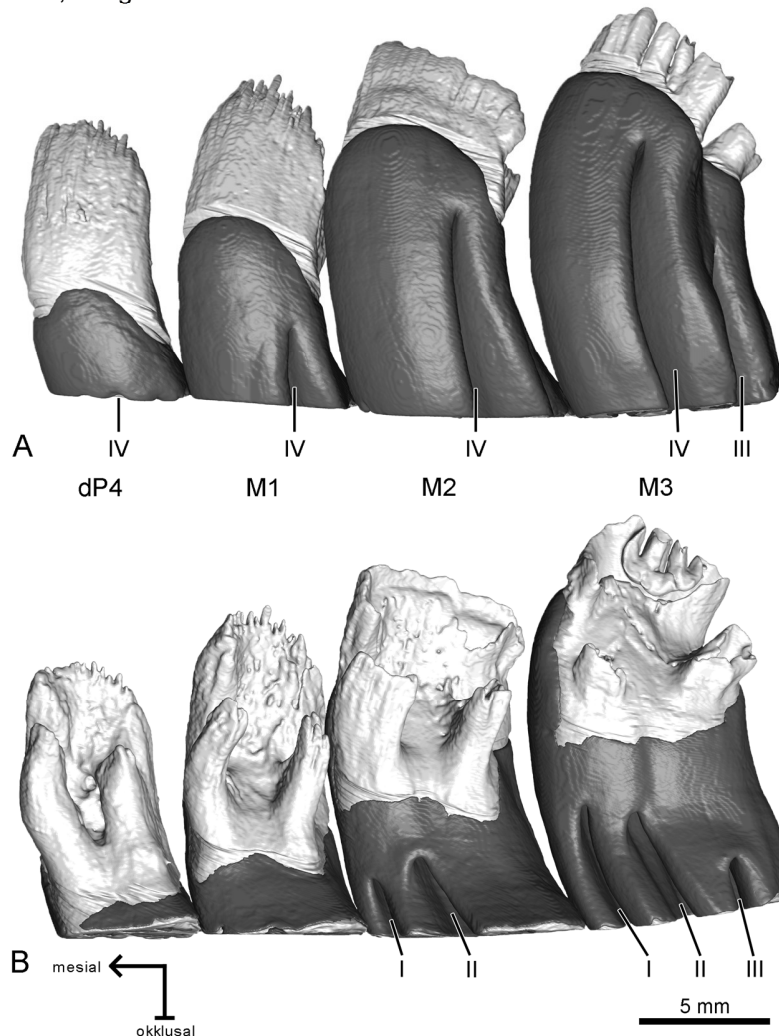
Von STIPB M 1122 *Myocastor coypus* wurden die Zahnpositionen des linken Oberkiefers rekonstruiert. Hierbei handelt es sich um ein adultes Exemplar, daher liegen alle vier Backenzahnpositionen (dP4-M3) vor (**Abb. 4-44**). Da der linke dP4 nicht vorlag, wurde hier der rechte dP4 rekonstruiert und zum besseren Vergleich gespiegelt. Alle vier Zahnpositionen sind in Benutzung. Von mesial nach distal lässt sich entlang der Zahnreihe eine Größenzunahme der Okklusalfäche feststellen, wobei der M3 allerdings etwas kleiner ausgeprägt ist als der M2 (**Abb. 4-44**). Die Wurzeln sind ausgebildet und beim dP4 und M1 auch schon vollständig geschlossen (**Abb. 4-45**).

Die Morphologie der Oberkieferbezahnung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus* ähnelt sehr der des juvenilen Exemplars STIPB M 6257 *Myocastor coypus*. Aufgrund der fortgeschrittenen Abnutzung in STIPB M 1122 sind alle drei buccalen Flexus bereits isoliert, Flexus IV des dP4 ist im Stadium der Isolation. Im M2 ist einzig Flexus III schon isoliert, während die anderen noch als Einfaltungen erhalten sind. Im M3 sind alle Flexus noch erhalten. Unterschiede zwischen den beiden Individuen sind bei der Lage von Flexus III zu erkennen. Während Flexus III im unangekauften M2 von STIPB M 6257 nur eine Verbindung zur lingualen Seite aufweist, reicht er im M3 von STIPB M 1122 quer über die Okklusalfäche und zeigt Verbindungen mit dem äußeren Schmelzband sowohl lingual als auch buccal (**Abb. 4-44**). Die Trennung der lingualen Verbindung von Flexus III in STIPB M 1122 (und damit die vollständige Isolation) scheint in unterschiedlichen Zahnpositionen in verschiedenen Abkaustadien zu erfolgen (**Abb. 4-45**). Im M2 ist Flexus III schon komplett isoliert, während Flexus I und Flexus II noch mit dem äußeren Schmelzband in Verbindung stehen. Beim M3 dagegen erfolgt die Trennung vom äußeren Schmelzband auf der lingualen Seite erst nach der Isolation von Flexus I und Flexus II.

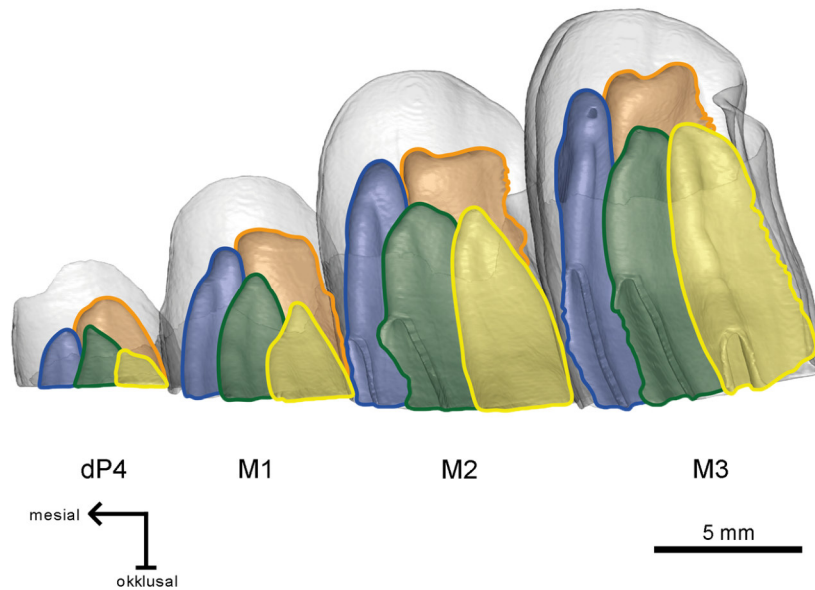
Die M3 weisen mehrere Auffälligkeiten auf, zum einen unvollständig mineralisierten Schmelz am apikalen Ende von Flexus I, der in der Rekonstruktion des linken M3 als Loch zu erkennen ist (**Abb. 4-46**). Zum anderen zeigt der rechte M3 eine sehr kleine Einbuchtung des äußeren Schmelzbandes, die eine nur wenig Millimeter große Schmelzfalte bildet (**Abb. 4-47**). Etwas Ähnliches ist beim linken M3 allerdings nicht zu finden. Eine Aufspaltung von Schmelzelementen ist nicht zu beobachten.



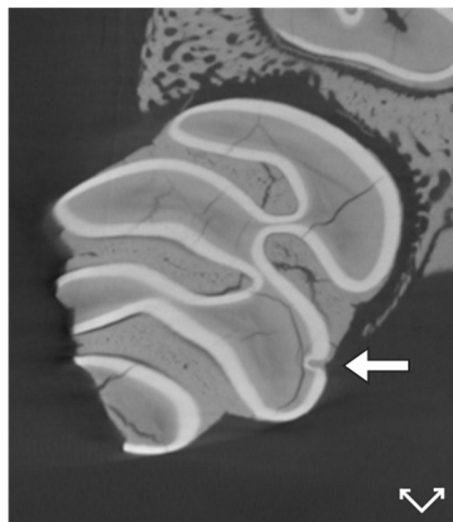
**Abb. 4-44:** 3D-Rekonstruktion der linken oberen Backenbezahnung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus* in Okklusalan­sicht. Alle vier Zahnpositionen zeigen ein tetralophodontes Muster. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.



**Abb. 4-45:** 3D-Rekonstruktion der linken oberen Backenbezahnung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus* in lingualer (A, gespiegelt) und buccaler (B) Ansicht. An der Seitenwand ist in lingualer Ansicht (A) die Einfaltung von Flexus IV, beim M3 auch die linguale Verbindung zu Flexus III zu erkennen. In buccaler Ansicht (B) sind die Einfaltungen von Flexus I, Flexus II und Flexus III vorhanden. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.



**Abb. 4-46:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils der linken Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus*. Ansicht von buccal. Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die innenliegenden Fossetten sind farbig hinterlegt. Blau: Fossette 1; Grün: Fossette 2; Gelb: Fossette 3; Orange: Fossette 4.

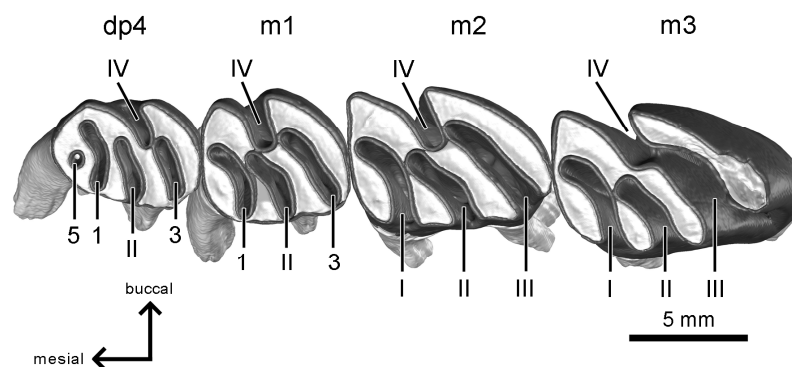


**Abb. 4-47:** Ausschnitt aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel von STIPB M 1122 *Myocastor coypus*. Dargestellt ist der rechte M3. An der lingualen Seite ist eine kleine Einwölbung des äußeren Schmelzbandes zu finden, die eine wenige Millimeter große Schmelzfalte bildet (dicker Pfeil). Die dünnen Pfeile geben mesial (Pfeil nach rechts oben) und buccal an.

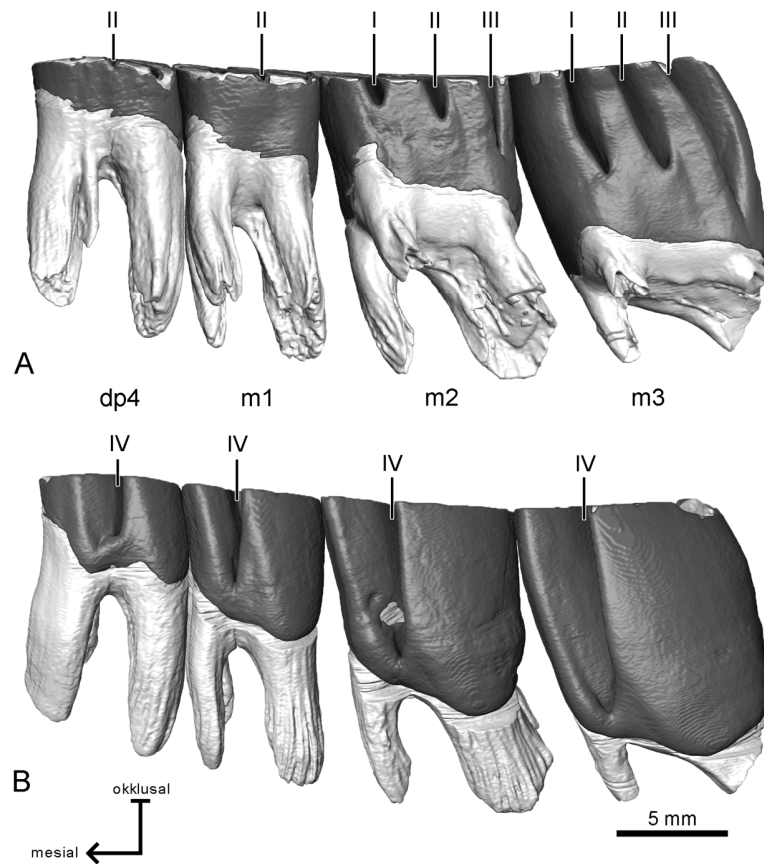
#### 4.3.2.2 Unterkiefer

Vom Unterkiefer von STIPB M 1122 *Myocastor coypus* wurde die linke Kieferhälfte rekonstruiert. Alle vier Zahnpositionen (dp4 – m3) befinden sich in Benutzung. Von dp4 zu m3 ergibt sich eine Größenzunahme der Kaufläche (**Abb. 4-48**), ebenso in der Kronenhöhe (**Abb. 4-49**). Bei allen vier Zahnpositionen sind die Wurzeln voll ausgebildet, im dp4 und m1 schon vollständig, im m2 annähernd vollständig geschlossen (**Abb. 4-49**). Die Morphologie der unteren Backenbezahnung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus* ähnelt sehr der von STIPB M 6257 *Myocastor coypus*.

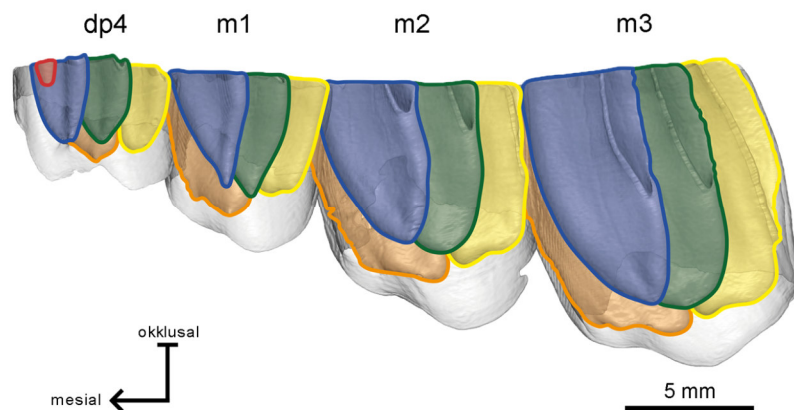
Aufgrund des fortgeschrittenen Abkaustadiums von STIPB M 1122 liegen die meisten Einfaltungen des dp4 und m1 bereits als Fossettide vor, einzig das buccal gelegene Flexid ist noch nicht isoliert. Die Flexide des m2 und m3 zeigen noch keinerlei Isolation. Im m3 sind Flexid III und Flexid IV noch miteinander verbunden. Mit zunehmender Abkautung geht diese Verbindung verloren. Ein Unterschied von STIPB M 1122 zu STIPB M 6257 ist in der Reihenfolge der Isolation der Flexide zu erkennen. In STIPB M 1122 erfolgt die Isolation von Flexid I und Flexid II etwa auf einer Höhe, gefolgt von Flexid III (**Abb. 4-49 A**). Wie auch in STIPB M 6257 schließen sich in STIPB M 1122 Flexid I, Flexid II und Flexid III etwa auf der gleichen Höhe der jeweiligen Zahnposition (**Abb. 4-50**). Die Schmelzfalten und -inseln liegen zum Teil sehr nah beieinander, verschmelzen aber nicht (**Abb. 4-48**). Aufspaltungen sind keine zu finden.



**Abb. 4-48:** 3D-Rekonstruktion der linken (gespiegelt) unteren Backenbezahnung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus* in Okklusalan-sicht. Die Molaren zeigen ein tetralophodontes Muster, der dp4 dagegen ist pentalophodont. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.



**Abb. 4-49:** 3D-Rekonstruktion der linken unteren Backenbezahnung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus* in lingualer (**A**, gespiegelt) und buccaler (**B**) Ansicht. In Lingualansicht sind an der Seitenwand die Einfaltungen von Flexid I, Flexid II und Flexid III, in buccaler Ansicht die Einfaltung von Flexid IV zu erkennen. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.



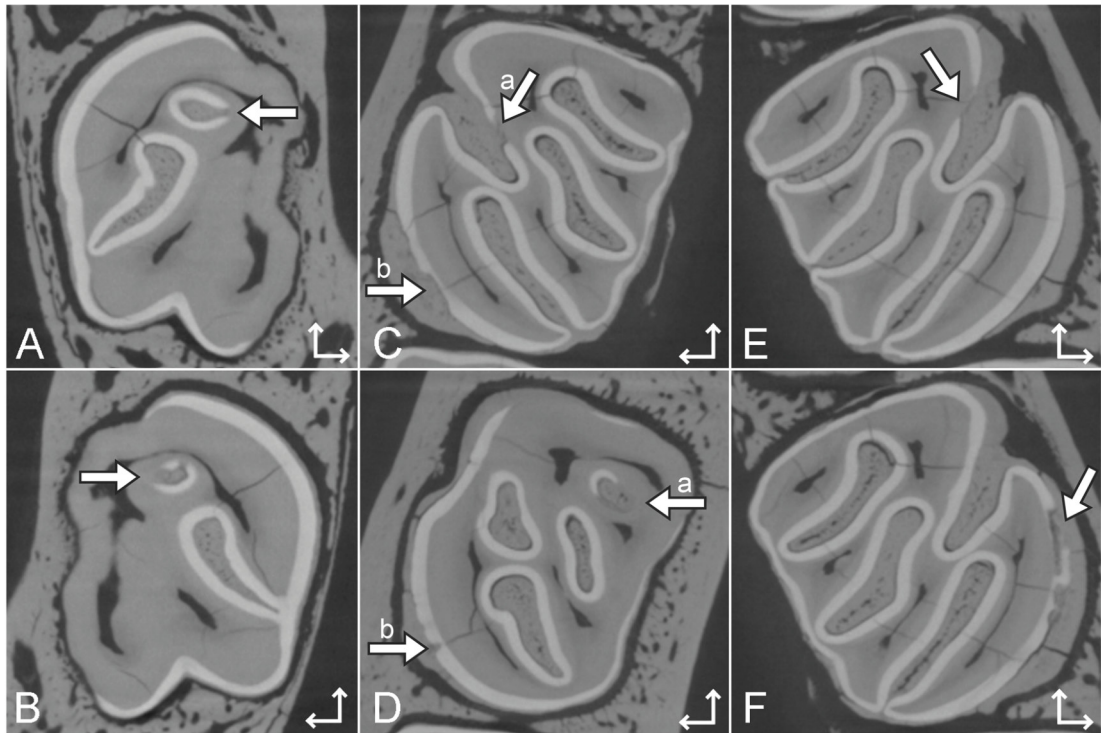
**Abb. 4-50:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils der unteren Backenbezahnung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus*. Ansicht von lingual. Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die Fossettide sind farblich hinterlegt. Blau: Fossettid 1; Grün: Fossettid 2; Gelb: Fossettid 3; Orange: Fossettid 4; Rot: Das zusätzliche Fossettid des dp4 (Fossettid 5).



#### 4.3.2.3 Zustand der Mineralisation

Grauwertänderungen in der Ober- und Unterkieferbezahnung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus* sind vor allem an den Enden der Infundibula, aber auch an dem äußeren Schmelzband zu finden (**Abb. 4-51**). Vor allem an den Enden der Infundibula würde das bedeuten, dass die Struktur zwar vorhanden, aber nicht vollständig bzw. lückenhaft mineralisiert wurde. Dadurch ergeben sich Lücken im Schmelz, die auch in der Rekonstruktion zu erkennen sind, z.B. im Oberkiefer in **Abb. 4-46** am Flexus I des linken M3 (entspricht **Abb. 4-51 A**) und im Unterkiefer in **Abb. 4-49 B** im linken m2 (entspricht **Abb. 4-51 C**). Auffällig ist, dass sich identische nicht mineralisierte Bereiche auch in der rechten Kieferhälfte finden lassen. So ist der apikale Bereich von Flexus I auch im rechten M3 nicht vollständig mineralisiert (**Abb. 4-51 B**). Die größere Lücke im mesialen Schmelzband von Flexid IV des linken m2 (**Abb. 4-51 C**) lässt sich an der gleichen Stelle etwa auf gleicher Höhe am rechten m2 (**Abb. 4-51 E**) wiederfinden. Die ungefähre Position innerhalb des Zahns lässt sich anhand des Zeitpunktes der Isolation der unterschiedlichen Flexide abschätzen (Flexid I und Flexid II des linken m2 (**Abb. 4-51 C**) sind bereits isoliert, Flexid I und Flexid II des rechten m2 (**Abb. 4-51 E**) stehen kurz vor der Isolation). Auch der unvollständig mineralisierte Schmelz im distalen Bereich des äußeren Schmelzbandes des linken m2 (**Abb. 4-51 C**) lässt sich auf ungefähr gleicher Höhe am rechten m2 (**Abb. 4-51 F**) wiederfinden. Einzig der unvollständig mineralisierte apikale Bereich von Fossettid 1 des linken m2 (**Abb. 4-51 D**) tritt im rechten m2 nicht auf. Weitere Bereiche mit abweichenden Grauwerten lassen sich in Flexid 1 beider dp4 und im apikalen Bereich von Flexid 1 beider m1 finden.



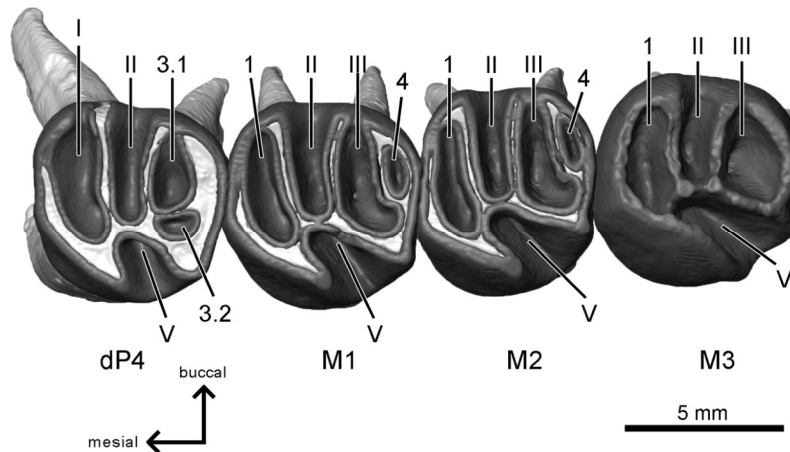


**Abb. 4-51:** Ausschnitte aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel von STIPB M 1122 *Myocastor coypus*. Der Schmelz ist hellgrau dargestellt, Dentin, Zement und Knochen in dunklerem Grau. Bereiche, in denen der Schmelz nicht vollständig mineralisiert ist (dicke Pfeile), erscheinen in dunklerem Grau, da sie eine ähnliche Röntgendichte wie Dentin und Zement aufweisen. **A:** M3 sin; **B:** M3 dex; **C:** m2 sin; **D:** m2 sin, weiter apikal als C; **E:** m2 dex; **F:** m2 dex, etwas weiter apikal als E. Die dünnen Pfeile zeigen mesial (Pfeil nach oben) und buccal an.

#### 4.4 *Erethizon dorsatum*

##### 4.4.1 Oberkiefer

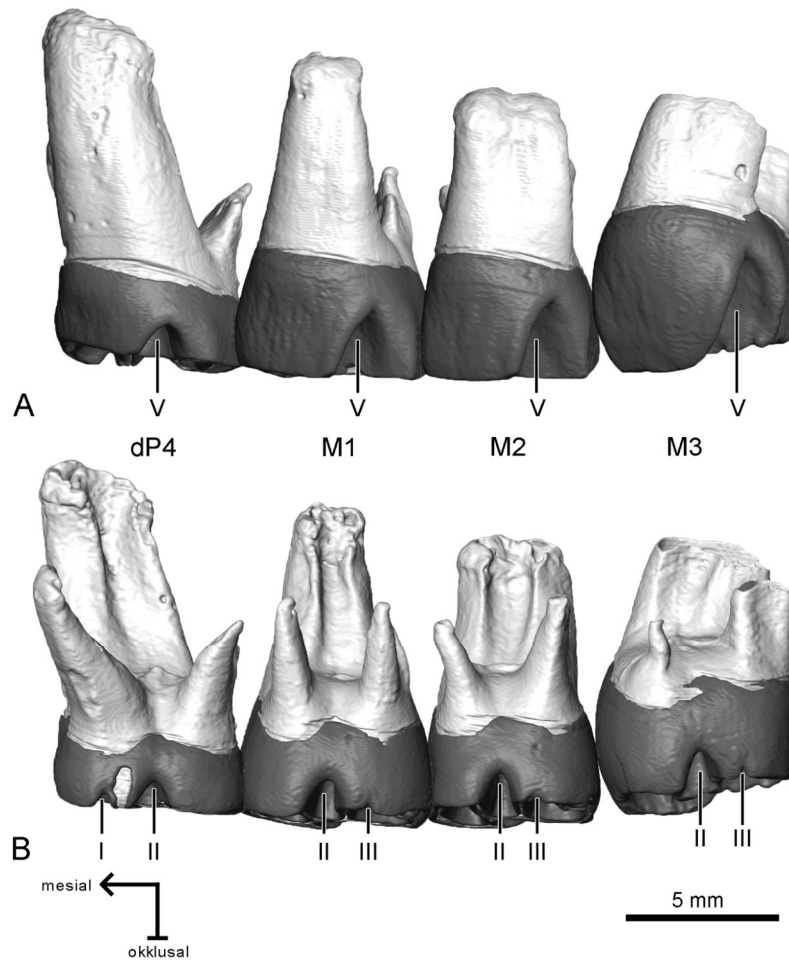
Bei dem Exemplar STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* wurde die linke Oberkieferbackenbezahnung untersucht. Alle vier Zahnpositionen (dP4 bis M3) sind vorhanden und eruptiert. Der dP4 bis M2 sind schon angekauert, der M3 zeigt auf den Graten die ersten Abnutzungsspuren (**Abb. 4-52**). Von der Okklusalfäche sowie der Kronenhöhe sind die Molaren etwa gleich hoch, der schon am weitesten herunter gekaute dP4 weist die niedrigste Kronenhöhe auf (**Abb. 4-53**). Die Wurzeln (eine große lingual, zwei kleinere buccal) sind in allen vier Zahnpositionen voll ausgebildet und nur im M3 noch nicht vollständig geschlossen (**Abb. 4-53**). Der P4 unter dem dP4 ist noch nicht angelegt. Eine Krümmung der Zähne nach buccal oder lingual ist nicht vorhanden. Das pentalophodonte Muster ist vor allem im M1 und M2 zu erkennen. Da Fossette 4



**Abb. 4-52:** 3D-Rekonstruktion der linken Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* in okklusaler Ansicht (gespiegelt). Der dP4, der M1 und der M2 sind angekauft, der M3 liegt noch unangekauft vor. Das pentalophodonte Muster ist vor allem bei dem M1 und dem M2 zu erkennen, der M3 ist tetralophodont. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

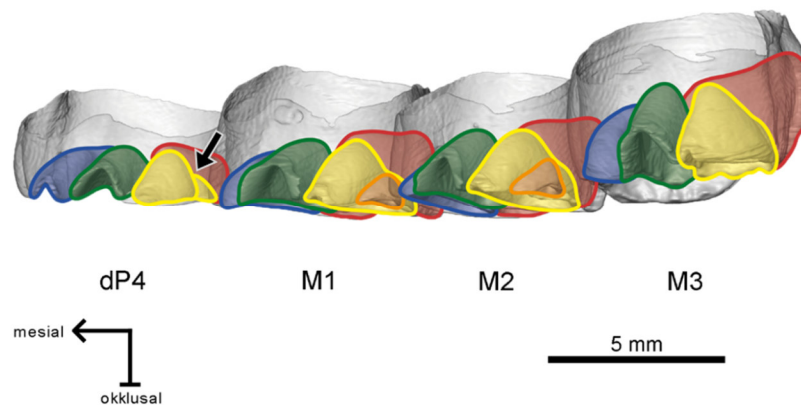
nur sehr klein ausgebildet ist, ist sie im dP4 bei dem vorliegenden Abkaustadium nicht mehr vorhanden. Der unangekaute M3 zeigt dagegen ebenfalls nur ein tetralophodontes Muster (**Abb. 4-52**). Die buccalen Flexus liegen parallel zueinander und verlaufen mit buccolingualer Orientierung. Flexus III weist im lingualen Bereich eine leichte Biegung nach distal auf, dies ist vor allem im M1 und M2 zu erkennen. Flexus V ist schräg nach mesiobuccal orientiert (**Abb. 4-52**).

Mit beginnender Abkautung liegt Flexus IV bereits als Schmelzinsel vor (M1 und M2), im dP4 ist Fossette 4 vermutlich bereits durch Abkautung verschwunden, im M3 scheint sie zu fehlen oder ist in Flexus III integriert. Flexus I scheint ebenfalls von Beginn an als Fossette vorzuliegen; im fast unangekauften M3 liegt sie bereits als Schmelzinsel vor. Außerdem fehlt am M1 und M2 die entsprechende Stria. Einzig im dP4 liegt diese Struktur als Flexus vor (**Abb. 4-52**). Flexus III wird ebenfalls sehr schnell mit zunehmender Abkautung isoliert. Im dP4 ist die Isolation bereits erfolgt, allerdings besteht hier noch eine Verbindung des Schmelzbandes von Fossette 3 zum äußeren Schmelzband. Im M1, M2 und M3 liegt Flexus III noch als Schmelzfalte vor; allerdings ist die Stria hier nur sehr kurz, so dass die Isolation sehr schnell mit zunehmender Abkautung erfolgt (**Abb. 4-53**). Flexus II bleibt etwa über die Hälfte der Kronenhöhe bestehen, während die Stria von Flexus V sich vor allem bei dem M2 und M3 fast bis ganz zum Kronenrand hinzieht, so dass die Isolation dieses Elements erst in sehr spätem Abkaustadium erfolgt (**Abb. 4-53**). Auf der Okklusalfäche des dP4 zeigt Fossette 3 eine Aufspaltung in zwei Elemente (**Abb. 4-52**). Weitere Aufspaltungen sind auch mit zunehmender Abkautung in keiner der Zahnpositionen zu finden (**Abb. 4-54 & Tab. 4-5**).



**Abb. 4-53:** 3D-Rekonstruktion der linken oberen Backenbezahnung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* in lingualer (**A**, gespiegelt) und buccaler (**B**) Ansicht. Die Wurzeln des dP4, des M1 und des M2 sind vollständig, die des M3 sind nur zu einem Teil ausgebildet. Der M3 befindet sich auf einer Höhe mit der übrigen Bezahnung, weist aber noch keine Abnutzungspuren auf. In Seitenansicht ist lingual die Spur von Flexus V, buccal die von Flexus II zu finden. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

Mit zunehmender Abkautung verschwindet zuerst Fossette 4. Daraufhin folgen, etwa auf einer Höhe, die anderen Fossetten, wobei Fossette 5 geringfügig weiter nach apikal reicht als die übrigen (**Abb. 4-54**). Das umgebende Schmelzband endet auf einer Höhe, kurz nachdem sich die Fossetten geschlossen haben (**Abb. 4-54**).



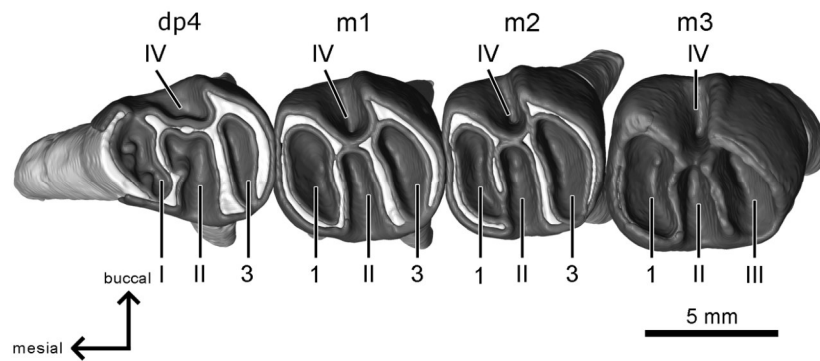
**Abb. 4-54:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils der linken oberen Backenbezahnung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* in buccaler Ansicht. Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die einzelnen Fossetten sind farbig hinterlegt. Blau: Fossette 1; Grün: Fossette 2; Gelb: Fossette 3; Orange: Fossette 4; Rot: Fossette 5. Der Pfeil markiert die Aufspaltung von Fossette 3 in dem dP4.

**Tab. 4-5:** Aufspaltungen in der oberen Backenbezahnung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum*. Die Ziffern geben die Häufigkeit der Aufspaltung einer bestimmten Struktur an. <sup>1</sup>: winzige Aufspaltung im apikalen Bereich; -: Flexus ist nicht/nicht mehr vorhanden; FS: Fossette; FX: Flexus.

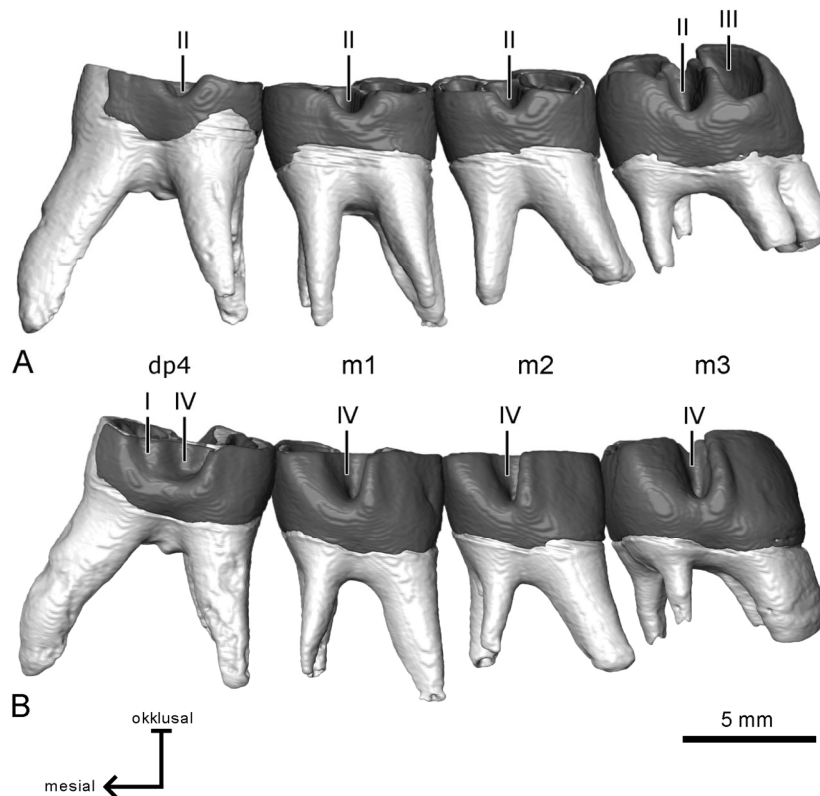
	dP4	M1	M2	M3
FX I / FS 1	1 <sup>1</sup>	0	0	0
FX II / FS 2	0	0	0	0
FX III / FS 3	1	0	0	0
FX IV / FS 4	-	0	0	-
FX V / FS 5	0	0	0	0

#### 4.4.2 Unterkiefer

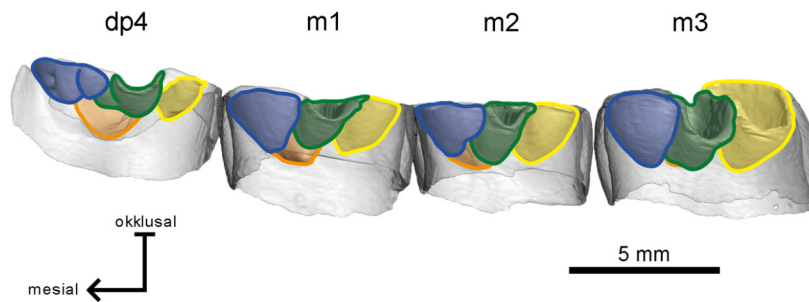
Von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* wurde die Backenbezahnung der linken Kieferhälfte untersucht. Alle vier Zahnpositionen sind eruptiert, dp4 – m2 sind schon angekaut, der m3 zeigt die ersten Abnutzungsspuren (**Abb. 4-55**). Der dp4 weist die größte mesiodistale Ausdehnung auf, die Molaren sind alle etwa gleich groß. Dieses betrifft sowohl die Kaufläche als auch die Kronenhöhe (**Abb. 4-56**). Die Wurzel (im dp4 eine größere Wurzel mesial, zwei kleinere distal; in den Molaren je zwei Wurzeln mesial und zwei distal) ist in allen vier Zahnpositionen ausgebildet, im m2 und m3 aber noch nicht vollständig geschlossen (**Abb. 4-56**). Wie im Oberkiefer ist noch keine Anlage des p4 unterhalb des dp4 zu erkennen. Keine der Zahnpositionen zeigt eine Krümmung nach



**Abb. 4-55:** 3D-Rekonstruktion der linken unteren Backenbezahnung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* in okklusaler Ansicht (gespiegelt). Der dp4, der m1 und der m2 zeigen bereits Abnutzungsspuren, der m3 ist unangekauht. Alle vier Zahnpositionen sind tetralophodont. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.



**Abb. 4-56:** 3D-Rekonstruktion der linken Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* in lingualer (A, gespiegelt) und buccaler (B) Ansicht. Die Wurzeln von allen vier Zahnpositionen sind ausgebildet. Der m3 befindet sich auf einer Höhe mit der übrigen Bezahnung, zeigt aber noch keine Abnutzungsspuren. In lingualer Ansicht sind die Spuren von Flexid II, beim m3 auch von Flexid III zu erkennen, in buccaler Ansicht die von Flexid IV. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.



**Abb. 4-57:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils der linken unteren Backenbezahnung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* in lingualer Ansicht (gespiegelt). Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die einzelnen Fossettide sind farblich hinterlegt. Blau: Fossettid 1; Grün: Fossettid 2; Gelb: Fossettid 3; Orange: Fossettid 4.

lingual oder buccal. Alle vier Zahnpositionen zeigen ein tetralophodontes Muster. Die Flexide sind parallel zueinander buccolingual orientiert, einzig Flexid IV zeigt eine leichte Neigung nach distolingual (**Abb. 4-55**).

Fossettid 1 weist auch in dem beinahe unangekauften m3 keine Verbindung zum äußeren Schmelzband auf und liegt mit beginnender Abkautung als Schmelzinsel vor (**Abb. 4-55**). Fossettid 1 des dp4 weist eine Verbindung zum äußeren Schmelzband auf, allerdings an der buccalen anstatt der lingualen Seite. Flexid III des m1 und m2 zeigen in dem vorliegenden Abkaustadium ebenfalls keine Verbindung zum äußeren Schmelzband, im schon weiter heruntergekauften dp4 besteht allerdings noch eine Verbindung (**Abb. 4-55**). Möglicherweise ist das Striid von Flexid III im m1 und m2 deutlich kürzer ausgebildet gewesen als im dp4 und m3 (**Abb. 4-56**). Mit zunehmender Abkautung wird zunächst Flexid III des dp4 und des m3 isoliert, darauf folgt Flexid II (**Abb. 4-56 A**). Etwas später erfolgt dann auch die Isolation von Flexid IV (**Abb. 4-56 B**). Aufspaltungen der Schmelzinseln sind nicht zu finden.

Die Fossettide enden alle auf einer Höhe, Flexid IV endet mehr oder weniger direkt nach der Isolation vom umgebenden Schmelzband, ohne groß eine Schmelzinsel auszubilden (**Abb. 4-57**). Das umgebende Schmelzband endet auf einer Höhe, kurz nachdem die Fossettide geschlossen wurden (**Abb. 4-57**).

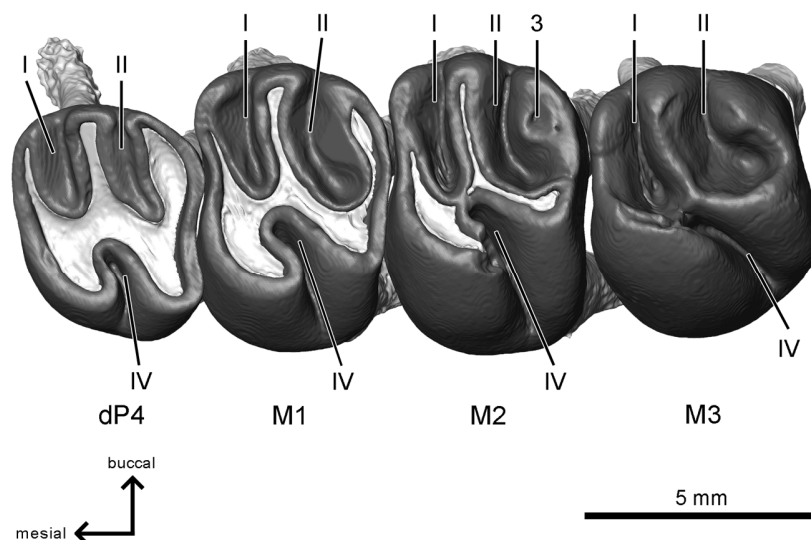
Unregelmäßigkeiten bei der Mineralisation des Schmelzes sind weder im Ober- noch im Unterkiefer zu finden.

## 4.5 *Thryonomys swinderianus*

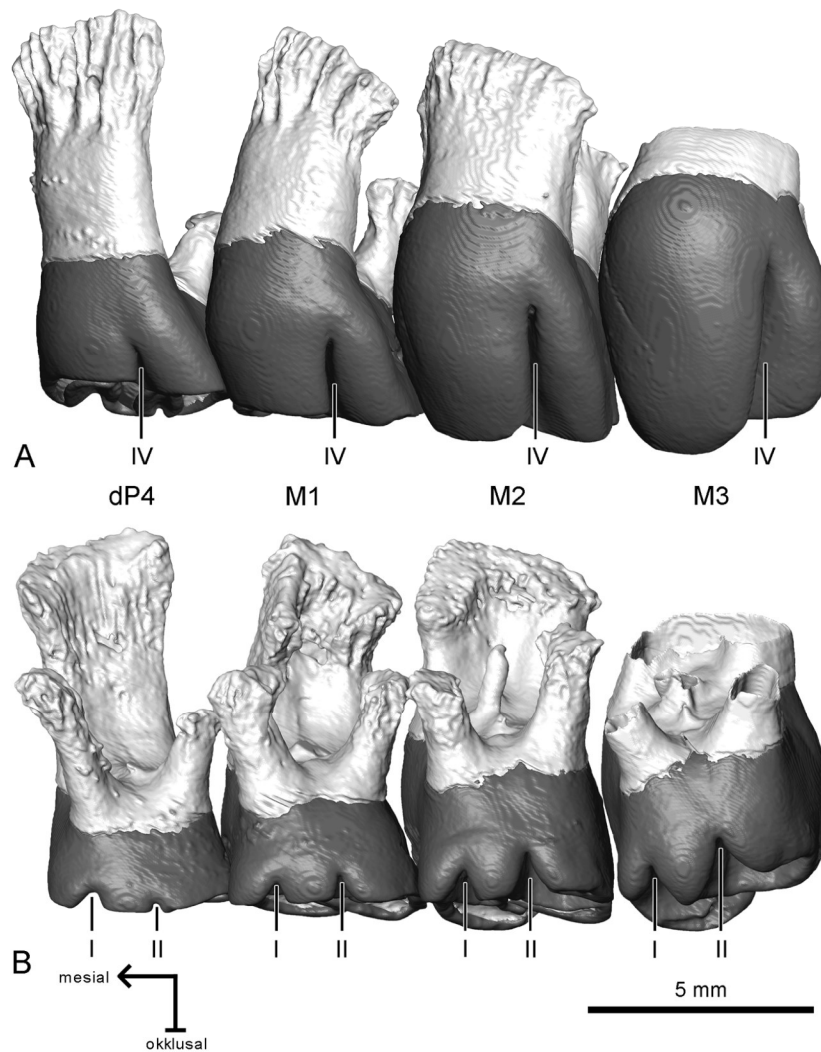
### 4.5.1 Oberkiefer

Bei dem Exemplar ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* wurde die linke Oberkieferbackenbezahnung rekonstruiert. Es liegen vier Zahnpositionen vor, dP4 bis M3. Der dP4 und M1 sind schon angekauft, beim M2 ist der distale Bereich noch nicht angekauft. Der M3 zeigt noch keine Abnutzungsspuren (**Abb. 4-58**). Sowohl von der Okklusalfäche wie auch von der Kronenhöhe nehmen die vier Zahnpositionen von dP4 zu M3 zu (**Abb. 4-59**). Lingual liegt eine große Wurzel vor, buccal zwei kleine. Die Wurzeln des dP4 bis M2 sind bereits vollständig ausgebildet, beim M3 ist die Wurzelbildung noch nicht abgeschlossen (**Abb. 4-59**). Die Oberkieferbezahnung ist leicht nach buccal gekrümmt.

Das tetralophodonte Muster ist nur im M2 zu erkennen (**Abb. 4-58**). Hier ist Fossette 3 noch ansatzweise vorhanden. Da sie nicht sehr weit nach apikal reicht, ist sie im dP4 und M1 schon abgetragen worden. Interessanterweise liegt sie hier in dem noch unangekauften M3 nicht vor (**Abb. 4-58**). Bei keiner der Zahnpositionen ist einer der Flexus bereits zu einer Schmelzinsel isoliert worden. Flexus II des dP4 steht allerdings bereits kurz vor der Isolation, dicht gefolgt von Flexus I des dP4 (**Abb. 4-59 B**). Bei den drei Molaren wird mit zunehmender Abkautung zunächst Flexus I, kurz danach auch



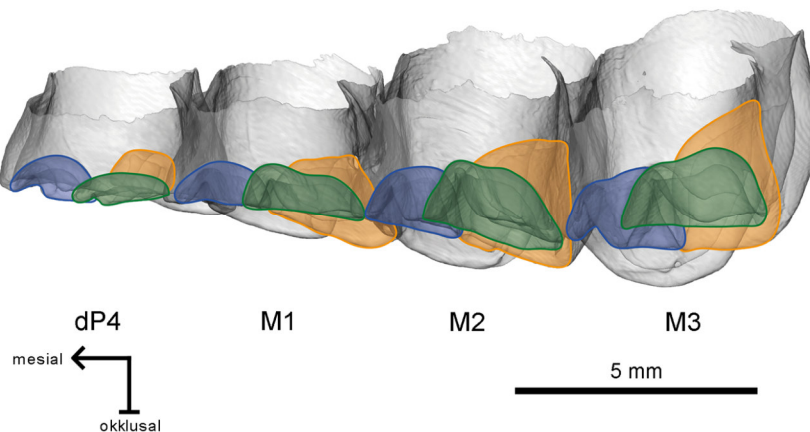
**Abb. 4-58:** 3D-Rekonstruktion der linken Oberkieferbackenbezahnung von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* in okklusaler Ansicht. Der dP4, der M1 und der M2 sind angekauft, der M3 zeigt noch keine Abnutzungsspuren. Nur beim M2 ist das tetralophodonte Muster noch zu erkennen. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.



**Abb. 4-59:** 3D-Rekonstruktion der linken Oberkieferbackenbezahnung von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* in lingualer (**A**, gespiegelt) und buccaler (**B**) Ansicht. Die Wurzeln des dP4, M1 und M2 sind vollständig ausgebildet, die des M3 sind noch in Bildung. Der M3 ist auf einer Höhe mit den anderen Zahnpositionen. Auf den Seitenwänden ist in lingualer Ansicht (**A**) die Spur des Flexus IV zu sehen, in buccaler Ansicht (**B**) die von Flexus I und Flexus II. Das fransige Aussehen der Wurzeln ist auf Zementbildung um die Wurzeln zurückzuführen. Das Zement konnte aufgrund der gleichen Röntgendichte wie das Dentin bei der Rekonstruktion nicht separiert werden.

Flexus II isoliert (**Abb. 4-59 B**). Die Isolation der buccalen Flexus erfolgt im oberen Bereich der Zahnkrone. Erst später wird der lingual gelegene Flexus IV isoliert, wobei die Isolation beim dP4 ebenfalls im oberen Bereich der Zahnkrone erfolgt. Die Isolation von Flexus IV des M3 erfolgt dagegen erst kurz bevor das äußere Schmelzband endet (**Abb. 4-59 A**). Mit der Isolation vom äußeren Schmelzband verschwinden die Flexus aller vier Zahnpositionen, es bilden sich nur für einen sehr kurzen Zeitraum Schmelzinseln (**Abb. 4-60**). Aufspaltungen der Flexus/Fossetten sind keine zu finden.





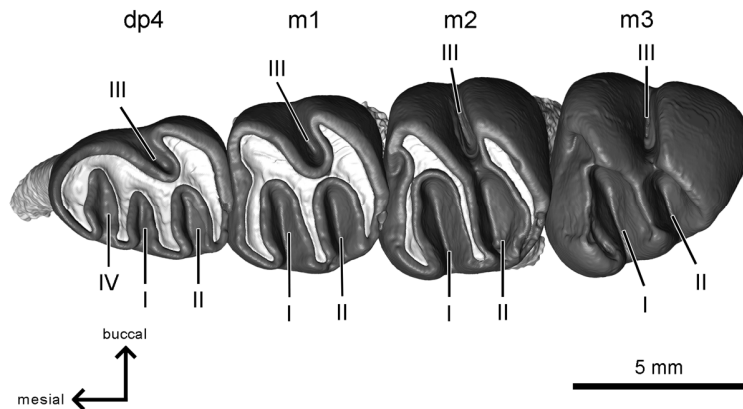
**Abb. 4-60:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils der linken oberen Backenbezahnung von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* in buccaler Ansicht. Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die einzelnen Flexus sind farbig hinterlegt. Blau: Flexus I; Grün: Flexus II; Orange: Flexus IV.

Das umgebende Schmelzband endet buccal etwas früher als lingual und deutlich später als die Flexus/Fossetten verschwinden (**Abb. 4-60**).

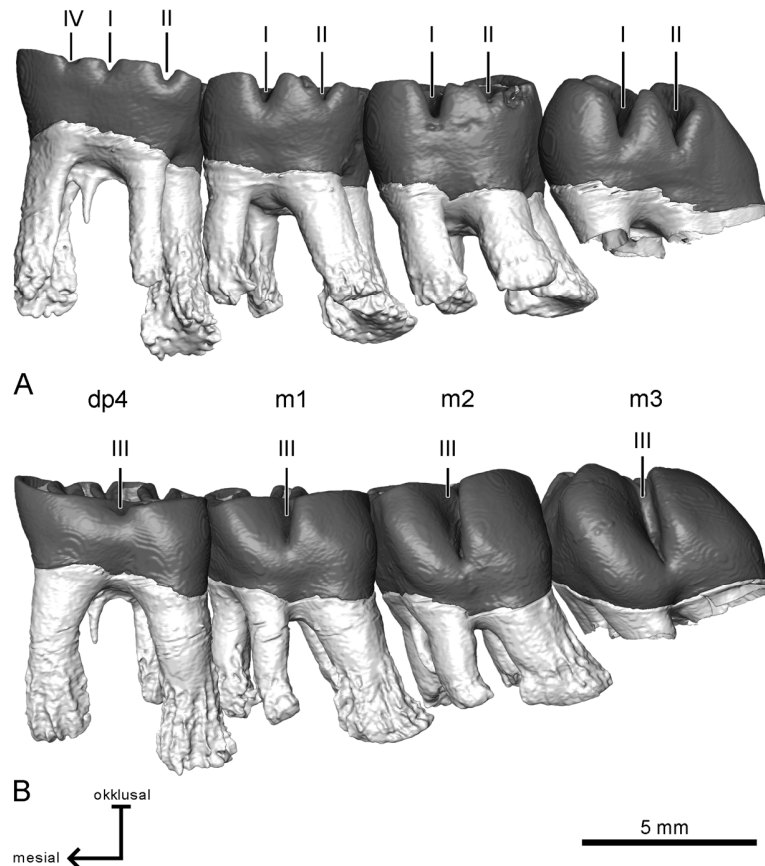
#### 4.5.2 Unterkiefer

Von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* wurde die linke Unterkieferbackenbezahnung rekonstruiert. Mit dem dp4-m3 liegen vier Zahnpositionen vor. Die drei Molaren zeigen ein trilophodontes Muster, während der dp4 tetralophodont ausgeprägt ist. Der dp4, m1 und m2 sind angekaut, der m3 dagegen zeigt noch keine Abnutzungsspuren (**Abb. 4-61**). Allerdings ist auch hier das trilophodonte Muster gut zu erkennen. Die Wurzeln des dp4, des m1 und des m2 sind vollständig ausgebildet, die Wurzeln des m3 sind noch offen (**Abb. 4-62**). Dabei liegen beim dp4 mesial eine, distal zwei und bei den Molaren sowohl mesial als auch distal je zwei Wurzeln vor (**Abb. 4-62**). Die Unterkieferbackenbezahnung zeigt keinerlei Krümmung nach lingual oder buccal.

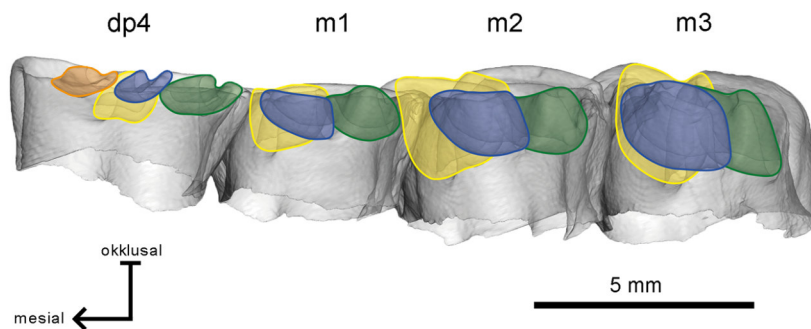
Alle Flexide sind noch als solche vorhanden, einzig Flexid IV des dp4 zeigt eine beginnende Isolation (**Abb. 4-61**). Kurz darauf werden auch Flexid II und Flexid III isoliert. Bei den drei Molaren erfolgt ebenfalls recht früh die Isolation von Flexid I und Flexid II, dabei wird zuerst Flexid II isoliert, dicht gefolgt von Flexid I (**Abb. 4-62 A**). Beim dp4 erfolgt die Isolation von Flexid III etwa auf einer Höhe wie die der anderen Flexide, bei den drei Molaren erfolgt die Isolation von Flexid III deutlich weiter apikal (**Abb. 4-62 B**). Beim m3 wird Flexid III sogar erst kurz vor Ende des äußeren Schmelzbandes isoliert.



**Abb. 4-61:** 3D-Rekonstruktion der linken unteren Backenbezahnung von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* in okklusaler Ansicht (gespiegelt). Der dp4, der m1 und der m2 zeigen Abnutzungsspuren, der m3 liegt noch unangekaut vor. Die drei Molaren zeigen ein trilophodontes Muster, der dp4 ist tetralophodont. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.



**Abb. 4-62:** 3D-Rekonstruktion der linken unteren Backenbezahnung von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* in lingualer (A) und buccaler (B, gespiegelt) Ansicht. Die Wurzeln sind bis auf im m3 schon vollständig ausgebildet. Der m3 ist schon vollständig eruptiert, zeigt aber noch keine Abnutzungsspuren. In Seitenansicht sind von lingual (A) die Spuren von Flexid I, Flexid II und Flexid IV, von buccal (B) die Spur von Flexid III zu finden. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin. Das fransige Erscheinungsbild der Wurzeln ist auf Zement zurückzuführen, das bei der Rekonstruktion nicht separiert werden konnte.



**Abb. 4-63:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils der linken unteren Backenbezahnung von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* in lingualer Ansicht. Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die einzelnen Flexide sind farbig hinterlegt. Blau: Flexid I; Grün: Flexid II; Gelb: Flexid III; Orange: Flexid IV.

Mit der Isolation vom äußeren Schmelzband enden die Flexide und bilden keine Schmelzinseln mehr aus (**Abb. 4-63**).

Die Flexide aller vier Zahnpositionen zeigen keinerlei Aufspaltungen.

Das umgebende Schmelzband endet um den Zahn etwa auf einer Höhe und deutlich nach dem Verschwinden der Flexide (**Abb. 4-63**).

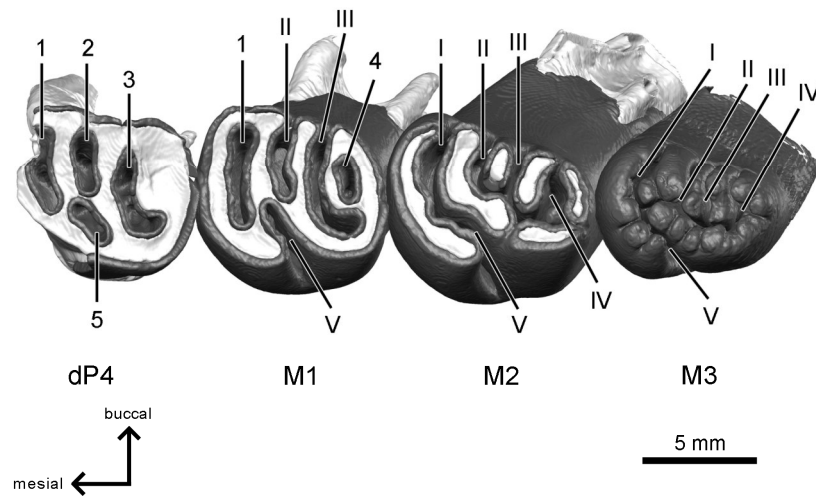
Unregelmäßigkeiten bei der Mineralisation des Schmelzes der oberen oder unteren Backenbezahnung sind nicht zu finden.

## 4.6 *Hystrix*

### 4.6.1 *Hystrix cristata*

#### 4.6.1.1 Oberkiefer

Im Oberkiefer von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* wurde der vollständige rechte dP4 und der vorhandene rechte M3, sowie der linke M1 und M2 rekonstruiert. Die erstellten Rekonstruktionen des dP4 und des M3 wurden auf die linke Zahnseite gespiegelt, um eine komplette Zahnreihe zu erhalten. Die Okklusalfäche ist beim dP4 und M1 am größten (**Abb. 4-64**). Allerdings ist der M2 noch nicht lange in Benutzung und der M3 gar nicht angekaut, so dass nicht gesagt werden kann, wie sich die Größe der Okklusalfäche mit zunehmender Abkautung verhält. Es scheint aber eine Größenzunahme der Okklusalfäche von M1 zu M2 möglich, der M3 scheint kleiner ausgeprägt zu sein. Die Kronenhöhe nimmt, abhängig von der Reihenfolge der Eruption von dP4 zu M2 zu (**Abb. 4-65**). Da der M3 noch nicht vollständig vorliegt, kann keine Aussage über die spätere

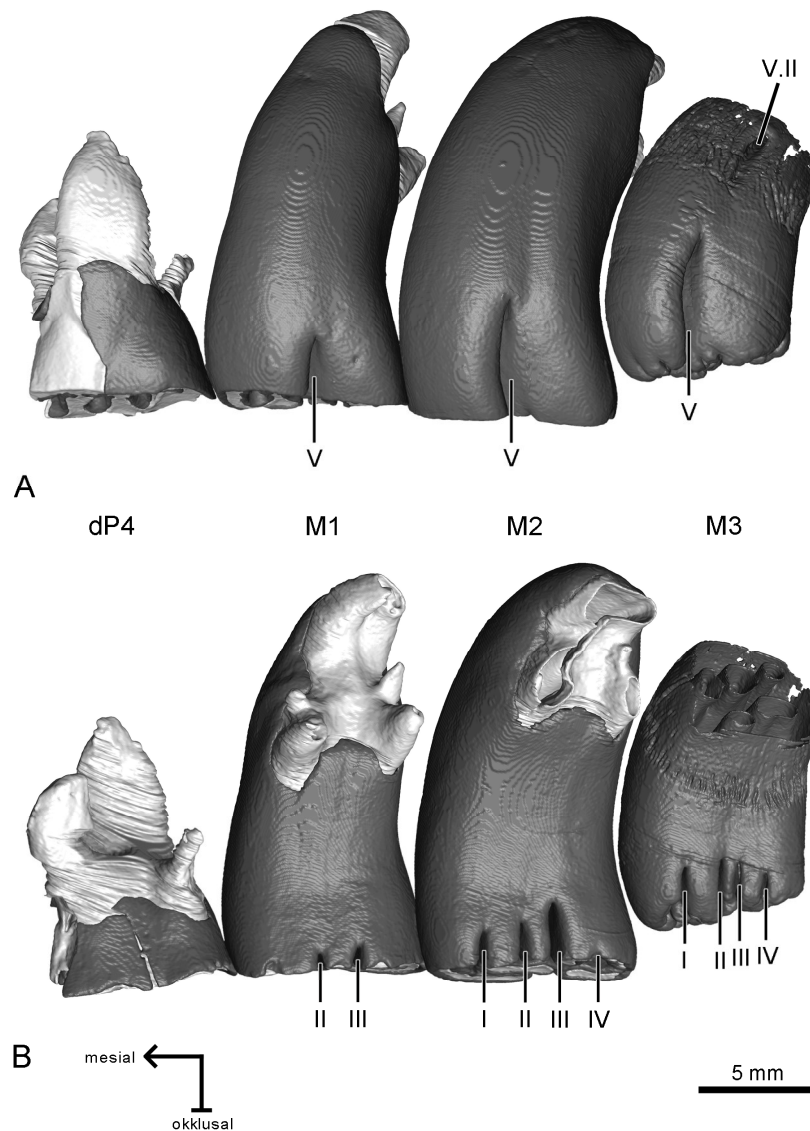


**Abb. 4-64:** 3D-Rekonstruktion der linken oberen Backenbezahnung von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* in Okklusalan sicht. Der dP4 und der M3 sind ursprünglich von der rechten Kieferhälfte und wurden zur Vervollständigung der Zahnreihe auf die linke Seite gespiegelt. Der M1 zeigt ein pentalophodontes Muster, dieses ist auch ansatzweise am M2 zu erkennen. Der M3 ist noch nicht eruptiert und zeigt dementsprechend noch keine Abnutzungsspuren. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

Kronenhöhe getroffen werden. Die Wurzeln (eine große Wurzel lingual, zwei kleinere buccal) des dP4 und des M1 sind vollständig ausgebildet, beim M2 ist die Wurzelbildung noch nicht abgeschlossen (**Abb. 4-65 B**). Da der Schmelzanteil des M3 noch nicht vollständig gebildet ist, kann hier noch keine Wurzelbildung erfolgen. Eine Anlage für den persistierenden Prämolaren ist nicht zu erkennen. Bei den drei Molaren ist eine starke Krümmung in Richtung buccal zu erkennen (**Abb. 4-64 & Abb. 4-65**).

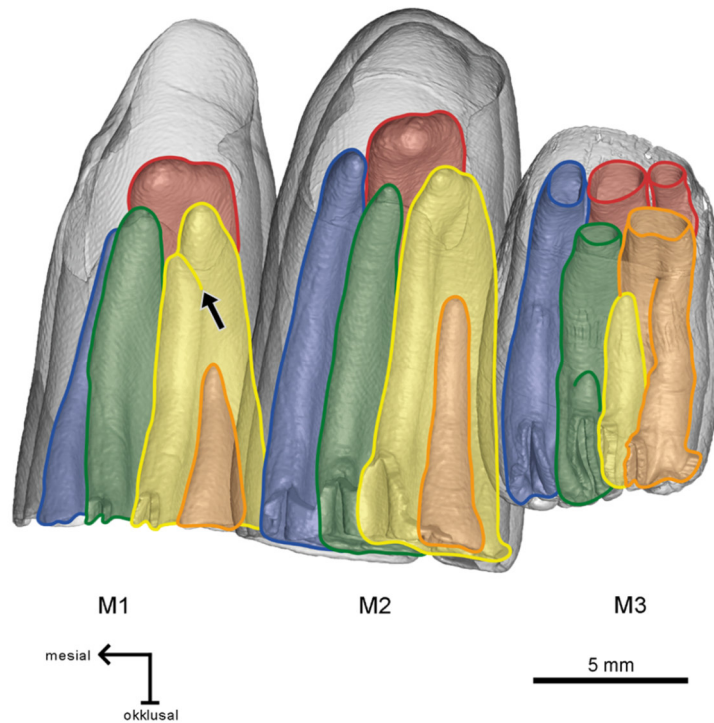
Der dP4 ist weit heruntergekaut, die vorliegenden Strukturen liegen alle als Fossetten vor, die aber noch ein pentalophodontes Muster erkennen lassen. Der mesiale Bereich des Zahns ist weggebrochen. Die Fossetten liegen nahezu parallel zueinander und weisen eine Orientierung von distolingual nach mesiobuccal auf (**Abb. 4-64**). Fossette 3 ist c-förmig ausgeprägt, wie es auch bei den Molaren zu finden ist. Die Infundibula enden alle etwa auf derselben Höhe, kurz darauf endet der noch vorhandene Teil des äußeren Schmelzbandes (**Abb. 4-66**).

Der M1 zeigt ein pentalophodontes Muster, wobei hier Flexus I und Flexus IV bereits isoliert sind (**Abb. 4-64**). Der M2 zeigt Verbindungen von Flexus I und Flexus V, sowie von Flexus II, Flexus III und Flexus IV. Die Orientierung der Flexus ist annähernd buccolingual, einzig Flexus V ist in distolingual-mesiobuccale Richtung ausgerichtet. Des Weiteren biegt der linguale Bereich von Flexus III nach distal um. Mit zunehmender Abkautung werden, nach Flexus IV und Flexus I, auch Flexus II und Flexus III kurz

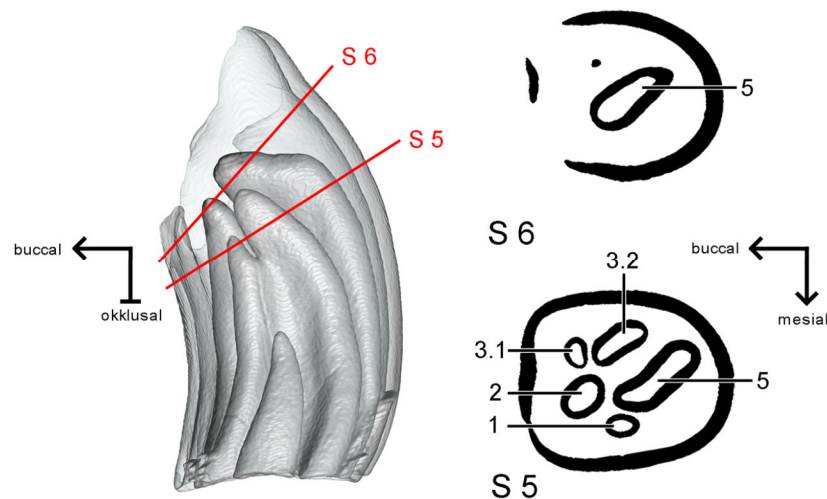


**Abb. 4-65:** 3D-Rekonstruktion der linken Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* in lingualer (**A**, gespiegelt) und buccaler (**B**) Ansicht. Der dP4 ist stark heruntergekaut, der P4 ist noch nicht angelegt. Der M3 ist noch nicht eruptiert, die Infundibula nach apikal noch nicht geschlossen. An den Seitenwänden sind die Einfaltungen von Flexus V (**A**) und Flexus I, Flexus II, Flexus III (**B**) zu erkennen. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

hintereinander isoliert (**Abb. 4-65 B**). Zu diesem Zeitpunkt erfolgt auch die Trennung von Flexus I von Flexus V. Diese Trennung ist beim M3 erst zu einem deutlich späteren Zeitpunkt zu finden. Als letztes, aber noch im oberen Bereich der Zähne (etwa nach einem Drittel im M2) wird Flexus V isoliert (**Abb. 4-65 A**). Aufspaltungen sind in der Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* eher selten zu finden (**Tab. 4-6**). Einzig Fossette 3 des M1 spaltet sich im apikalen Bereich des Zahns auf und von Fossette 2 des M3 liegt eine sehr kleine Aufspaltung vor (**Abb. 4-66**). Des Weiteren



**Abb. 4-66:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils der oberen Molaren von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* in buccaler Ansicht. Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die verschiedenen Fossetten sind farbig hinterlegt. Blau: Fossette 1; Grün: Fossette 2; Gelb: Fossette 3; Orange: Fossette 4; Rot: Fossette 5. Der Pfeil markiert die Aufspaltung von Fossette 3 des M1. Der M3 ist noch nicht eruptiert und noch nicht vollständig gebildet, die Infundibula sind nach apikal noch nicht geschlossen.



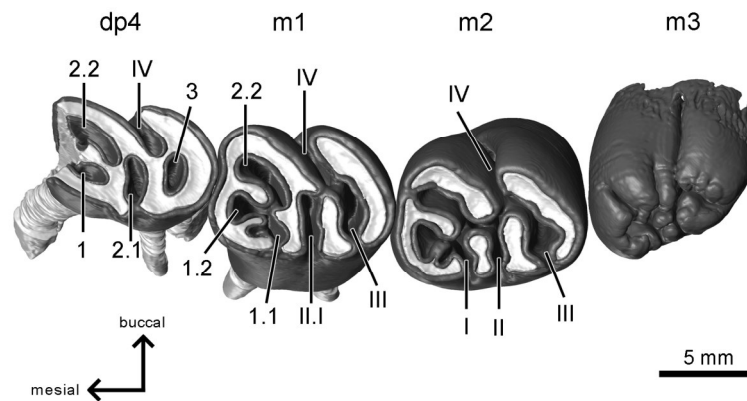
**Abb. 4-67:** Ausgewählte Schnittebenen (S) des M1 von STIPB M 1137 *Hystrix cristata*. Die Lage der Schnittebenen ist anhand der 3D-Rekonstruktion des M1 dargestellt. Ansicht des Modells von distal. Nachdem die anderen Infundibula geschlossen sind, erweitert sich Fossette 5 leicht. Nicht maßstabsgetreu.

entsteht ein neues Infundibulum durch eine seitliche Einstülpung, die sich unterhalb der Einfaltung von Flexus V finden lässt. Da es sich an der Stelle von Flexus V befindet, wird es hier als Flexus V.II bezeichnet. Allerdings zeigt die Außenwand des M3 keinerlei Spur, die von dieser Einfaltung zu der neu entstandenen reicht (**Abb. 4-65 A**). Über den weiteren Verlauf der Infundibula des M3 kann keine Aussage getroffen werden, da die Bildung noch nicht vollständig abgeschlossen ist. Die Infundibula von M1 und M2 enden etwa auf einer Höhe, nur Fossette 4 schließt sich früher und Fossette 5 etwas später (**Abb. 4-66**). Nach dem Verschwinden der übrigen Infundibula zeigt Fossette 5 eine leichte Erweiterung (**Abb. 4-67**). Im M3 ist Fossette 3 bereits geschlossen, die anderen Infundibula sind nach apikal noch geöffnet. Das äußere Schmelzband endet buccal etwa auf Höhe der sich schließenden Infundibula, lingual etwas später. Unterschiede in der Schmelzdicke über die gesamte Zahnhöhe sind nicht festzustellen.

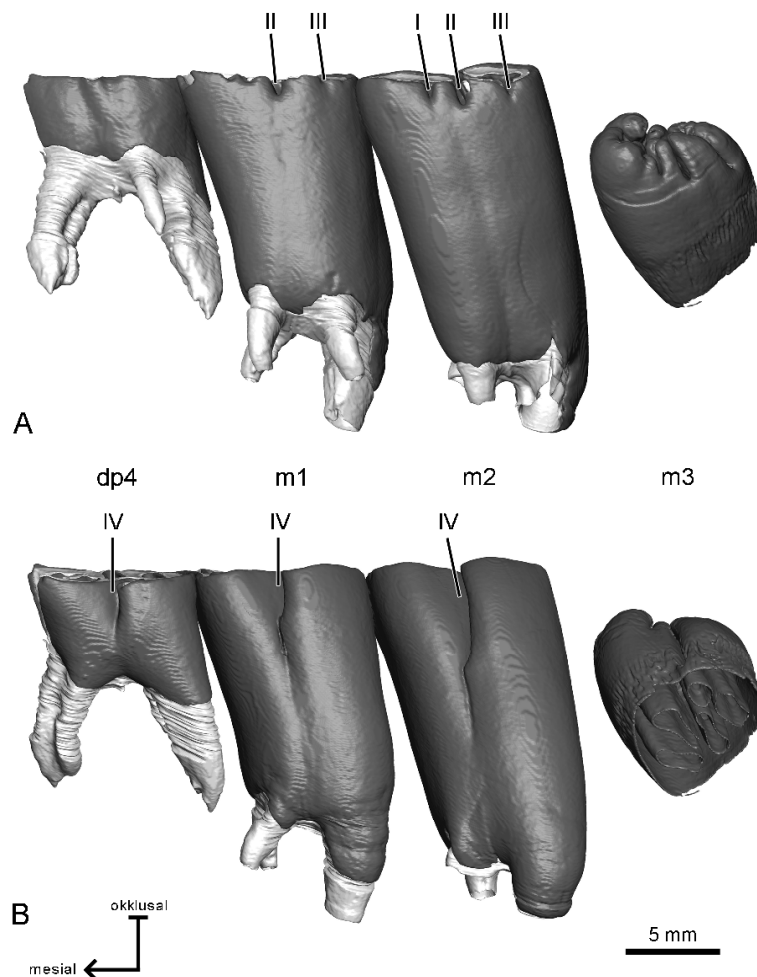
#### 4.6.1.2 Unterkiefer

Im Unterkiefer von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* wurde vollständig die rechte Backenbezahnung rekonstruiert. Der dp4 ist stark heruntergekaut, im mesialen Bereich ist ein Stück weggebrochen. Der m1 und m2 befindet sich in Benutzung, der m3 ist noch nicht eruptiert (**Abb. 4-68**). Die Größe der Okklusalfäche scheint von dp4 zu m3 zuzunehmen, wobei der m2 noch nicht seine maximale Okklusalfäche erreicht hat und der m3 noch gar nicht angekaut ist. Die Kronenhöhe nimmt ebenfalls von dp4 zu m3 zu (**Abb. 4-69**). Wie im Oberkiefer kann aufgrund des unfertigen m3 keine Aussage über dessen spätere Kronenhöhe getroffen werden. Die Wurzeln (je zwei mesial und zwei distal; dabei ist die buccal gelegene distale Wurzel deutlich größer ausgeprägt als die lingual gelegene) des dp4, m1 und m2 sind ausgebildet, im m1 und m2 aber noch nicht vollständig geschlossen; die Wurzeln des m3 fehlen (**Abb. 4-69**). Alle vier Zahnpositionen weisen einen geradlinigen Verlauf nach apikal auf. Da der m3 noch nicht eruptiert ist, liegt er im Vergleich zu den anderen Zahnpositionen noch schräg im Kiefer (**Abb. 4-68**). Der dp4 ist weit heruntergekaut. Flexid IV besitzt noch eine Verbindung zum äußeren Schmelzband, ebenso Flexid II.I, das gerade isoliert wird. Der m1 und der m2 sind angekaut, der m3 ist noch nicht eruptiert. Sowohl beim m1 als auch beim m2 besitzen noch alle Flexide eine Verbindung zum äußeren Schmelzband sowie zueinander, Flexid I des m1 wird gerade isoliert. Des Weiteren ist im m1 schon der mesiale Bereich von Flexid II (Fossett 2.2) abgespalten. Flexid I, der mesiale Bereich von Flexid II, sowie



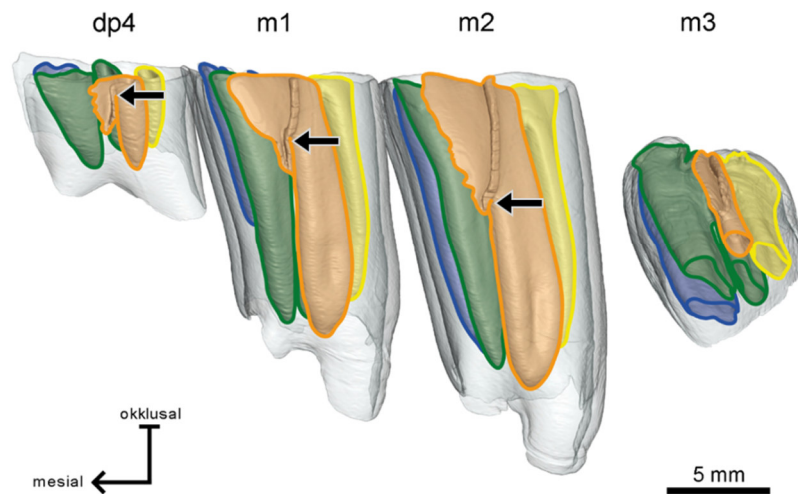


**Abb. 4-68:** 3D-Rekonstruktion der unteren rechten Backenbezahnung von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* in Okklusalan­sicht. Das tetralophodonte Muster ist aufgrund der Verbindung von Elementen schwer zu erkennen (siehe m2). Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

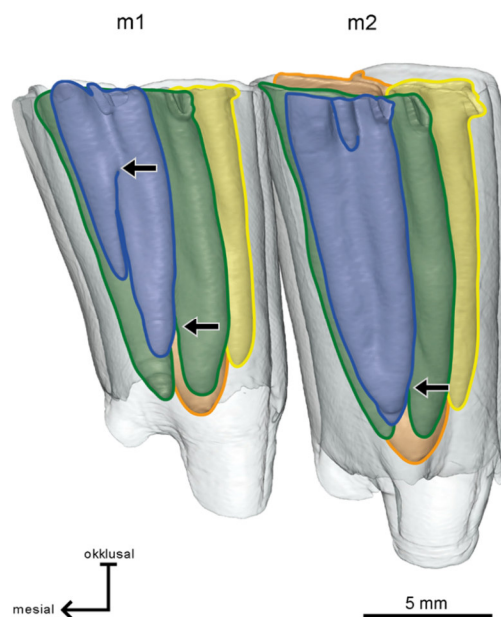


**Abb. 4-69:** 3D-Rekonstruktion der rechten unteren Backenbezahnung von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* in lingualer (A) und buccaler (B, gespiegelt) Ansicht. Der dp4 ist heruntergekaut, der bleibende p4 ist noch nicht angelegt. Der m3 ist noch nicht eruptiert und noch nicht vollständig gebildet, die Infundibula sind noch offen. An der Seitenwand sind in Lingualansicht (A) die Einfaltungen von Flexid I, Flexid II und Flexid III zu erkennen, in buccaler Ansicht (B) die Einfaltung von Flexid IV. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.





**Abb. 4-70:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils der rechten unteren Backenbezahnung von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* in buccaler Ansicht (gespiegelt). Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die innen liegenden Fossettide sind farbig dargestellt. Blau: Fossettide 1; Grün: Fossettide 2; Gelb: Fossettide 3; Orange: Fossettide 4. Die Pfeile markieren die Isolation von Fossettide 4 vom äußeren Schmelzband, bei der ein Stück der Einfaltung erst noch als separates Element bestehen bleibt. Der m3 ist noch nicht vollständig mineralisiert, die Infundibula sind nach apikal noch offen.



**Abb. 4-71:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils des unteren m1 und m2 von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* in lingualer Ansicht. Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die innen liegenden Fossettide sind farbig hervorgehoben. Blau: Fossettide 1; Grün: Fossettide 2; Gelb: Fossettide 3; Orange: Fossettide 4. Die Pfeile markieren Aufspaltungen von Fossettiden.

Flexid IV weisen eine distolingual-mesiobuccale Orientierung auf. Flexid III und der distale Bereich von Flexid II verlaufen dagegen eher buccolingual (**Abb. 4-68**). Mit zunehmender Abkautung werden die Flexide schnell isoliert, Flexid I, Flexid II und Flexid III etwa auf einer Höhe (**Abb. 4-69 A**) und Flexid IV etwas später (**Abb. 4-69 B**).

Im weiteren Verlauf kommt es in allen vier Zahnpositionen zu einer Aufspaltung von Flexid II (**Abb. 4-70 & Abb. 4-71**). Des Weiteren bleibt nach der Isolation von Flexid IV eine kleine Einbuchtung für einen kurzen Zeitraum bestehen, die allerdings keine weitere Einstülpung entwickelt (**Abb. 4-70**). Ansonsten zeigt nur Fossett 1 des m1 eine Aufspaltung (**Abb. 4-71**). Alle Aufspaltungen sind in **Tab. 4-6** vermerkt.

Generell enden alle Infundibula eines Zahnes etwa auf der gleichen Höhe, mit Ausnahme von Fossett 1.2, das sich deutlich früher schließt. Fossett 4 reicht nur geringfügig tiefer als die anderen Fossette (**Abb. 4-71**).

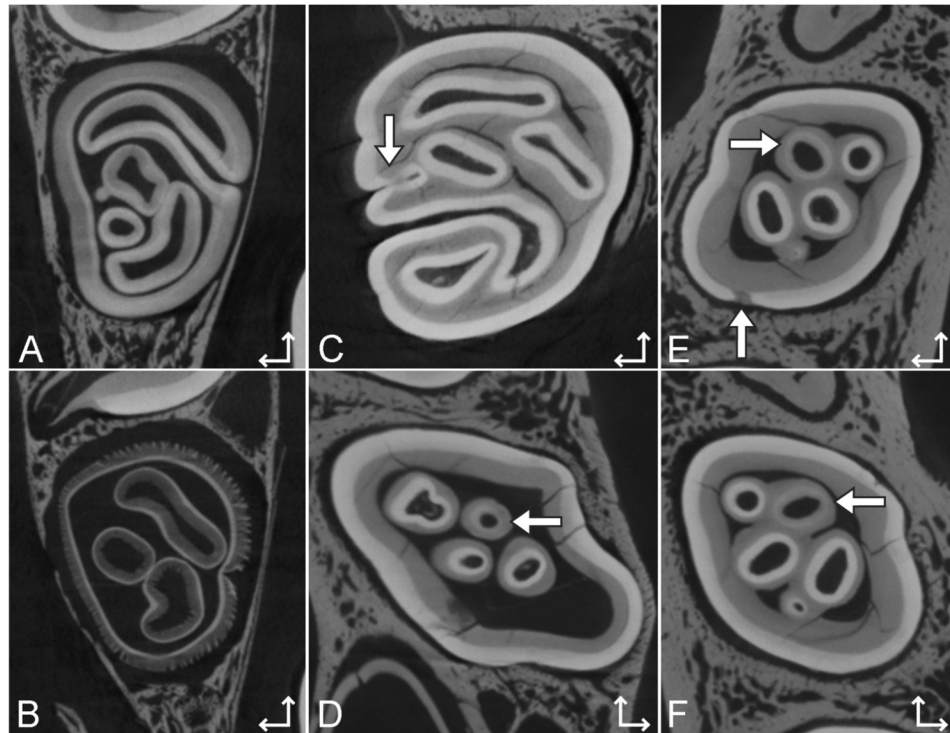
Das umgebende Schmelzband endet lingual etwa auf der Höhe der Infundibula, während der buccale Teil noch etwas weiter reicht und ein Stück der Wurzeln bedeckt.

**Tab. 4-6:** Aufspaltungen in der oberen und unteren Backenbezahnung von STIPB M 1137 *Hystrix cristata*. <sup>1</sup>: Da der M3/m3 noch nicht vollständig gebildet ist, kann keine Aussage über den weiteren Verlauf getroffen werden. <sup>2</sup>: Die Trennung von Flexus I und Flexus II erfolgt erst sehr spät, es handelt sich aber nicht um eine typische Aufspaltung. <sup>3</sup>: kleine Aufspaltung, die sofort wieder verschwindet. <sup>4</sup>: neu entstandenes Infundibulum an der Stelle von Flexus V. <sup>5</sup>: Nach der Isolation von Falte IV bleibt eine kleine Einfaltung bestehen, ohne dass sich eine weitere Einstülpung entwickelt. ?: über den Verlauf der Struktur kann keine Aussage getroffen werden, da diese in dem vorliegenden Abkaustadium nicht mehr vorhanden ist. fd: Flexid; FS: Fossette; fsd: Fossettid; FX: Flexus.

Oberkiefer	dP4	M1	M2	M3 <sup>1</sup>	Unterkiefer	dp4	m1	m2	m3 <sup>1</sup>
FX I / FS 1	0	0	0	0 <sup>2</sup>	fd I / fsd 1	0	1	0	0
FX II / FS 2	0	0	0	1 <sup>3</sup>	fd II / fsd 2	1	1	1	1
FX III / FS 3	0	1	0	0	fd III / fsd 3	0	0	0	0
FX IV / FS 4	?	0	0	0	fd IV / fsd 4	1 <sup>5</sup>	1 <sup>5</sup>	1 <sup>5</sup>	0
FX V / FS 5	0	0	0	1 <sup>4</sup>					

#### 4.6.1.3 Zustand der Mineralisation

Grauwertänderungen in der Ober- und Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* sind vor allem im apikalen Bereich zu finden. Der M3 ist noch nicht eruptiert und noch nicht vollständig gebildet. Dieses zeigt sich im  $\mu$ CT-Bilderstapel durch eine kontinuierliche Abnahme des Grauwerts des Schmelzes von seinem ursprünglichen



**Abb. 4-72:** Ausschnitte aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel von STIPB M 1137 *Hystrix cristata*. In Hellgrau wird der Schmelz, in dunklerem Grau Dentin, Zement und der umgebende Knochen dargestellt. Die dicken Pfeile zeigen auf Bereiche, in denen der Grauwert des Schmelzes sich dem von Dentin oder Zement nähert. A & B zeigen zwei unterschiedliche Phasen während der Mineralisation. **A:** M3 dex; **B:** M3 dex, weiter apikal als A; **C:** M2 dex; **D:** m2 dex; **E:** m1 sin; **F:** m1 dex. Die dünnen Pfeile zeigen mesial (Pfeil nach oben) und buccal an.

Wert bis hin zu Werten, die denen des Dentins ähneln, zum Teil sogar darunterliegen (**Abb. 4-72 A**). Weiter apikal ist der Schmelz noch nicht vollständig gebildet und weist ein fransiges Aussehen auf (**Abb. 4-72 B**). Der rechte M2 zeigt eine Grauwertänderung im Bereich der Trennung einer kleinen Einfaltung zum äußeren Schmelzband (**Abb. 4-72 C**). Im Unterkiefer lässt sich in verschiedenen Zahnpositionen (z.B. m1 und m2) jeweils bei Fossettid 2.2 eine Änderung der Grauwerte beobachten (**Abb. 4-72 D, E & F**). Zusätzlich gibt es am linken m1 eine kleine Stelle am buccalen äußeren Schmelzband mit abweichenden Grauwerten (**Abb. 4-72 E**).

#### 4.6.2 *Hystrix indica*

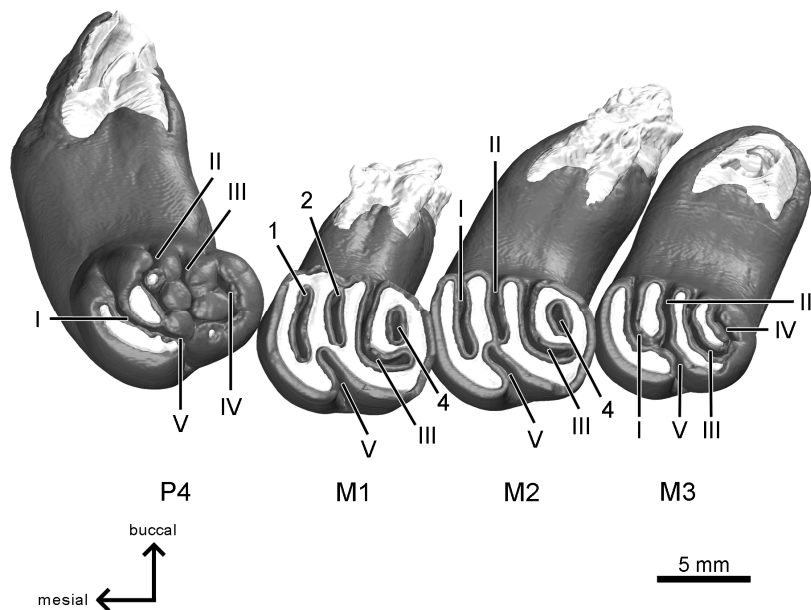
##### 4.6.2.1 Oberkiefer

Im Oberkiefer von ZMH 7515 *Hystrix indica* wurde die vollständige rechte Backenbezahnung rekonstruiert. Der persistierende P4 ist schon eruptiert, hat aber noch nicht vollständig die Höhe der restlichen Zahnreihe erreicht und liegt demnach im Vergleich zu den anderen Zahnpositionen schräg im Kiefer. Der mesiale Bereich zeigt schon beginnende Abnutzungsspuren. Der distale Bereich liegt etwas tiefer und ist noch nicht angekauft. Die drei Molaren sind vollständig angekauft, einzig der M3 zeigt distal kaum Abnutzungsspuren. Von M1 zu M3 ist eine geringe Größenabnahme der Okklusalfäche zu erkennen (**Abb. 4-73**). Durch die starke Krümmung aller vier Zahnpositionen nach buccal ist die gesamte Kronenhöhe schwer auszumachen, es scheint, als besäße der unangekaute P4 und der M2 die größte Kronenhöhe (**Abb. 4-74**). Obwohl der M3 kaum angekauft ist, ist er niedrigkroniger als der M2. Die Bildung der Wurzeln (eine große lingual, zwei kleinere buccal) ist beim M1 und M2 abgeschlossen, fehlt allerdings noch beim P4 und M3 (**Abb. 4-74 B**).

Die Morphologie der Bezahnung entspricht im Großen und Ganzen der von STIPB M 1137 *Hystrix cristata*. Es sind aber auch einige Unterschiede festzustellen, die nicht auf das unterschiedliche Abkaustadium zurückzuführen sind.

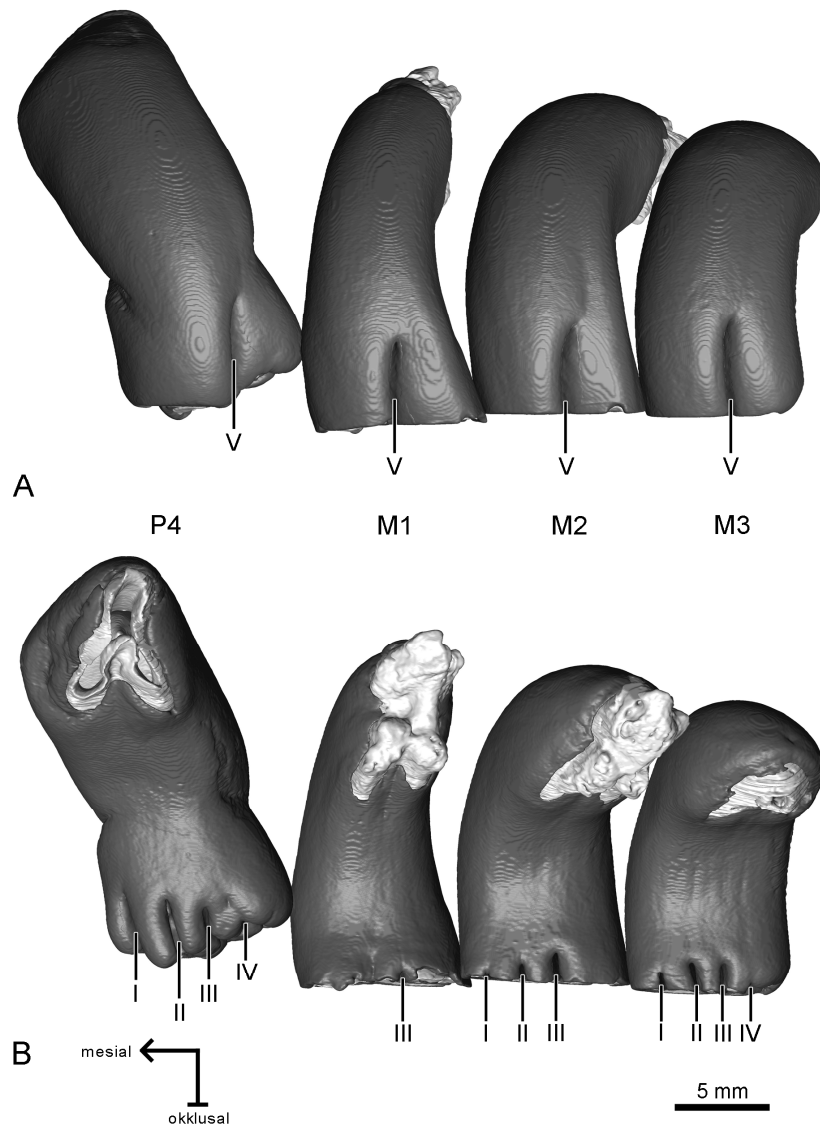
Das vorliegende Abkaustadium zeigt Flexus I, Flexus II und Flexus IV im M1 bereits als isolierte Elemente vorliegend, im M2 liegt einzig Fossette 4 vor. Die anderen Einfaltungen zeigen noch eine Verbindung zum äußeren Schmelzband. Flexus I, Flexus II und Flexus V des M3 weisen eine Verbindung auf, ebenso Flexus III und Flexus IV (**Abb. 4-73**). Die Isolation der Flexus mit zunehmender Abkautung erfolgt in der gleichen Reihenfolge wie bei STIPB M 1137 *Hystrix cristata* (**Abb. 4-74**). Die Isolation der Flexus erfolgt im obersten Bereich aller vier Zahnpositionen. Die Trennung von Flexus I und Flexus V sowie von Flexus II und Flexus V erfolgt noch vor der Isolation der jeweiligen Elemente. So weist z.B. Flexus I des M2 keine Verbindung mehr zu Flexus V, aber noch zum äußeren Schmelzband auf (**Abb. 4-73**).

Wie auch bei STIPB M 1137 *Hystrix cristata* kommt es mit fortschreitender Abkautung zur Aufspaltung von Fossette 3. Allerdings spaltet diese bei ZMH 7515 *Hystrix indica* nicht nur im M1, sondern in allen vier Zahnpositionen. Im P4 und M1 spaltet sie sich sogar je zweimal auf (**Abb. 4-75**). Die übrigen Fossetten zeigen keine Aufspaltungen (**Abb. 4-75**). Eine Übersicht über die Aufspaltungen ist in **Tab. 4-7** zu finden.

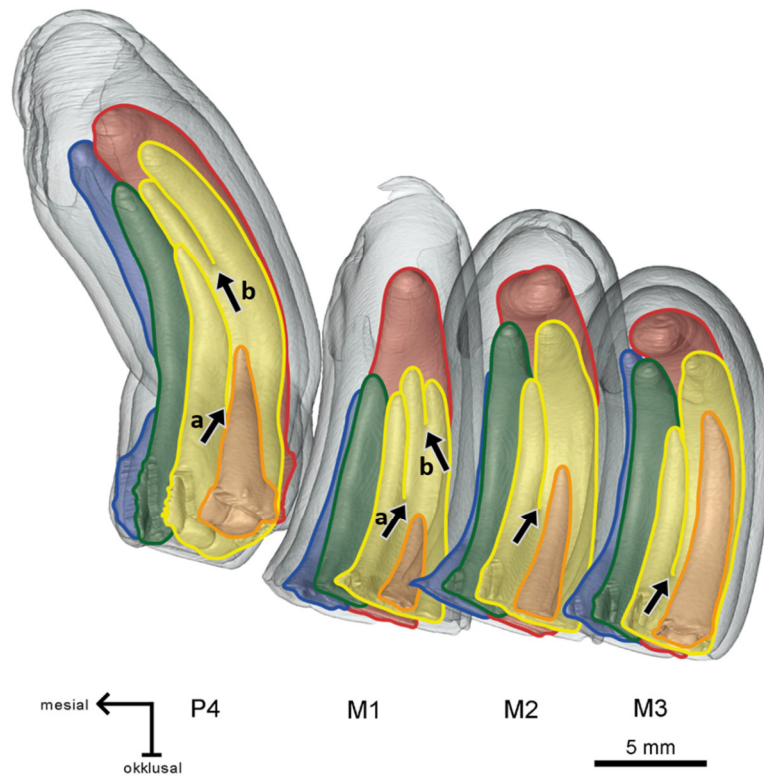


**Abb. 4-73:** 3D-Rekonstruktion der rechten (gespiegelt) oberen Backenbezahnung von ZMH 7515 *Hystrix indica* in Okklusallansicht. Der P4 ist eruptiert und zeigt im mesialen Bereich die ersten Abnutzungsspuren. Ein pentalophodontes Muster ist vor allem am M1 und M2 gut zu erkennen. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

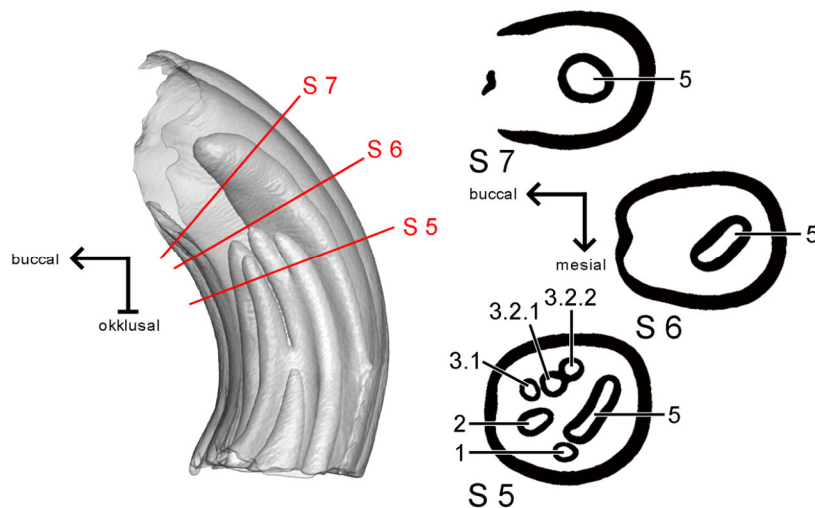
Die Reihenfolge, in der sich die Fossetten schließen, entspricht ebenfalls der bei STIPB M 1137 *Hystrix cristata*. Allerdings reicht Fossette 5 bei den Molaren von ZMH 7515 *Hystrix indica* deutlich weiter nach apikal. Dabei ist der Abstand zu den anderen Infundibula in dem M1 am größten und nimmt in Richtung M3 ab (**Abb. 4-75**). Die apikale Erweiterung von Fossette 5 nach Verschwinden der übrigen Infundibula ist allerdings bei beiden Arten zu finden (**Abb. 4-76**).



**Abb. 4-74:** 3D-Rekonstruktion der oberen Backenbezahnung von ZMH 7515 *Hystrix indica* in lingualer (A) und buccaler (B, gespiegelt) Ansicht. Der P4 ist eruptiert, hat aber noch nicht vollständig die Höhe der Molaren erreicht. Die Wurzeln des P4 und M3 sind noch nicht ausgebildet. An der Seitenwand ist von lingual (A) die Einfaltung von Flexus V, von buccal (B) die Einfaltung von Flexus I, Flexus II und Flexus III zu erkennen. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.



**Abb. 4-75:** 3D-Modell des Schmelzanteils der oberen Backenbezahnung von ZMH 7515 *Hystrix indica*. Ansicht von buccal. Das umgebende Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die verschiedenen Fossetten sind farbig hinterlegt. Blau: Fossette 1; Grün: Fossette 2; Gelb: Fossette 3; Orange: Fossette 4; Rot: Fossette 5. Die Pfeile markieren die Aufspaltungen, die in Fossette 3 zu finden sind. a: erste Aufspaltung; b: zweite Aufspaltung.



**Abb. 4-76:** Ausgewählte Schnittebenen (S) des M1 von ZMH 7515 *Hystrix indica*. Die ungefähre Lage der Schnittebenen ist anhand der 3D-Rekonstruktion des M1 dargestellt. Ansicht des Modells von distal. Nachdem die anderen Infundibula geschlossen sind, erweitert sich Fossette 5. Nicht maßstabsgetreu.

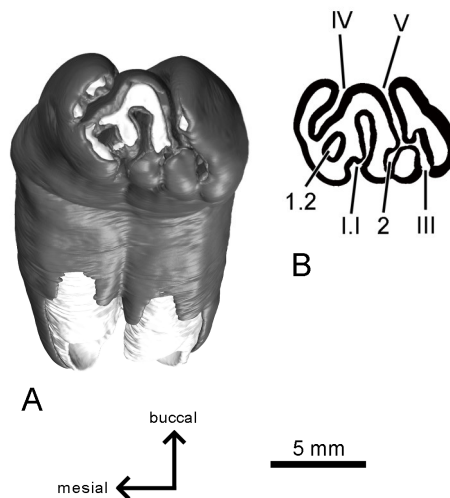
#### 4.6.2.2 Unterkiefer

Auch im Unterkiefer von ZMH 7515 *Hystrix indica* wurde die rechte Backenbezahnung rekonstruiert. Der p4 befindet sich fast auf einer Höhe mit der Okklusalfäche der Molaren und zeigt im mesialen Bereich die ersten Abnutzungsspuren, die Molaren sind in Benutzung (**Abb. 4-77 & Abb. 4-78**). Obwohl die Morphologie derjenigen von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* ähnelt, sind insgesamt einige Unterschiede zu erkennen. Innerhalb der Zahnreihe nimmt die Größe der Okklusalfäche von p4 zu m3 ab (**Abb. 4-78**). Die Kronenhöhe ist beim p4 am größten, gefolgt vom m2 (**Abb. 4-79**). Im Gesamtbild weisen die drei Unterkiefermolaren ein kegelförmiges Aussehen auf, da sie zur Wurzel hin schmaler werden. Dieses ist vor allem am m1 sehr ausgeprägt. Die komplette untere Backenbezahnung weist eine deutliche Krümmung nach lingual auf (**Abb. 4-77 & Abb. 4-78**).

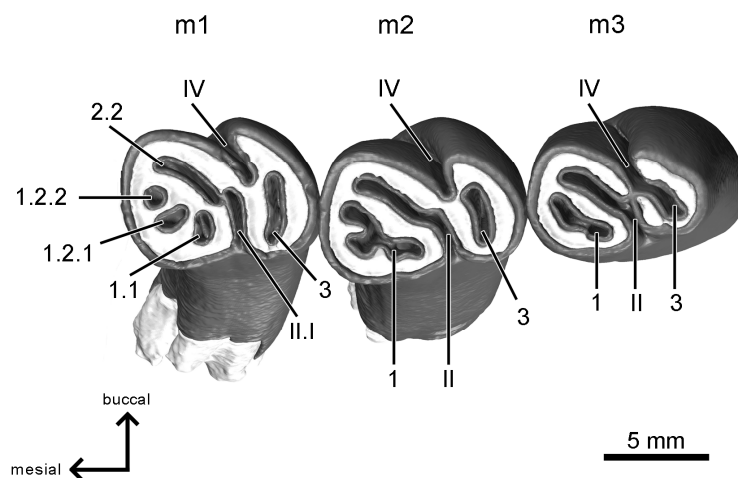
Die Wurzelbildung ist bei allen vier Zahnpositionen so gut wie abgeschlossen, nur im p4 und m3 sind die Wurzeln nicht vollständig geschlossen (**Abb. 4-79 A**). Beim p4 sind zwei große Wurzeln ausgebildet, eine mesial und eine distal gelegen. Der m1 besitzt jeweils zwei Wurzeln mesial und zwei distal. Beim m2 sind zwei Wurzeln mesial vorhanden und eine größere distal, dies scheint auch beim m3 der Fall zu sein (**Abb. 4-79 A**).

Obwohl im p4 durch das frühe Abkaustadium das spätere Muster aus Schmelzfalten noch nicht freigelegt ist, ist deutlich zu erkennen, dass sich auf der buccalen Seite anstelle von einer Einfaltung zwei befinden (**Abb. 4-77**), die beide etwa über ein Drittel der gesamten Zahnhöhe bestehen bleiben (**Abb. 4-79 B**). Auf der lingualen Seite sind drei Einfaltungen vorhanden. Die vorderste Einfaltung gabelt sich nach buccal auf, die hinteren beiden dagegen laufen nach buccal zusammen und sind mit dem distalen Flexid der lingualen Seite verbunden (**Abb. 4-77**). Mit zunehmender Abkauung werden erst die lingual liegenden Flexide isoliert, zuerst Flexid I, dann Flexid II und zuletzt Flexid III (**Abb. 4-79 A**). Die beiden buccalen Flexide bleiben etwas länger bestehen (**Abb. 4-79 B**). Mit beginnender Abkauung spalten sich die beiden Gabelungen von Flexid I ab, zuerst die mesiale, dann die distale, so dass aus Flexid I drei Elemente entstehen, Flexid I.I.I, Fossettid 1.1.2 und Fossettid 1.2 (**Abb. 4-80**). Flexid II und Flexid III trennen sich ebenfalls recht früh von dem distalen buccalen Flexid (Flexid V). Mit zunehmender Abkauung spaltet sich auch Flexid III auf, wobei der linguale Teil (Flexid III.I) zunächst nur als schmale Einbuchtung auf der Seite des Zahns zu erkennen ist, bevor er sich wieder etwas verbreitert (**Abb. 4-80**). Eine Zusammenfassung der Aufspaltungen ist in **Tab. 4-7** zu finden. Fossettid 1.1.1, Fossettid 1.2 und Fossettid 3.1 enden als erstes etwa



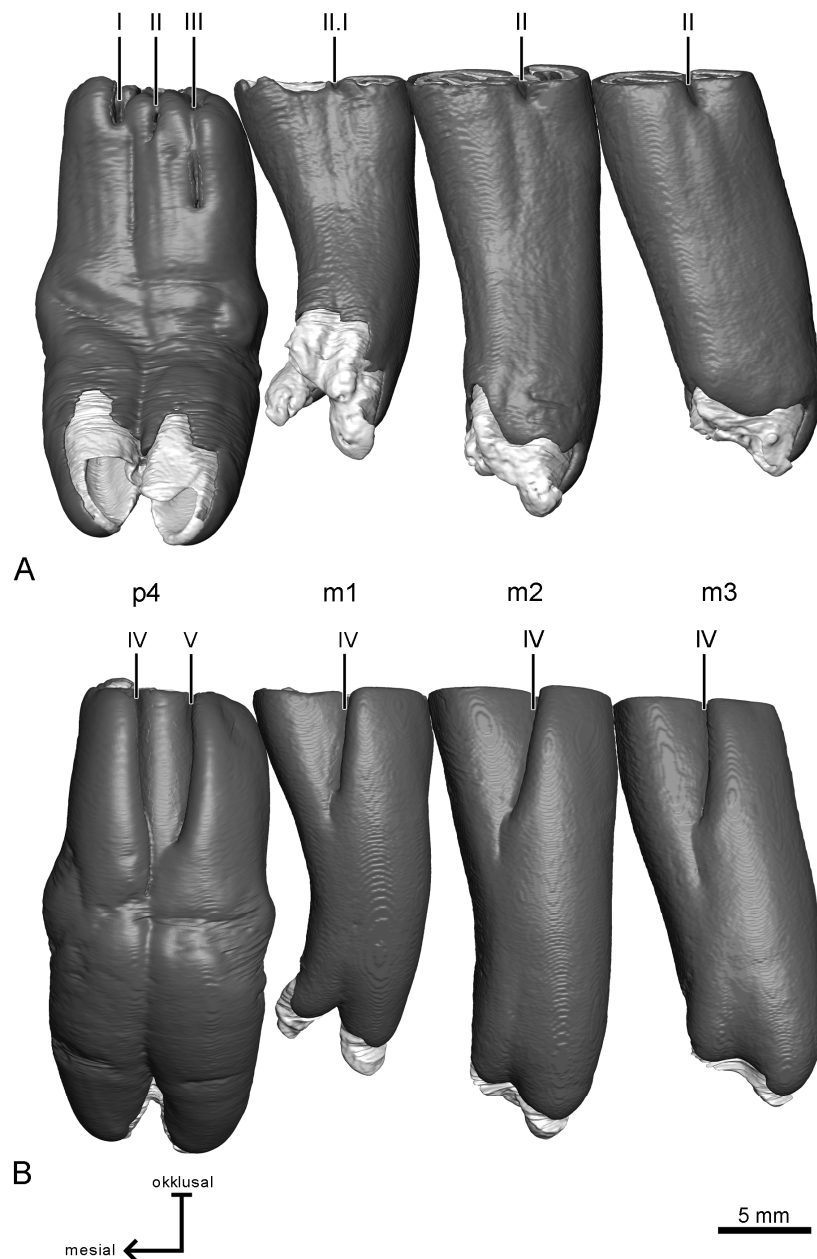


**Abb. 4-77:** **A:** 3D-Rekonstruktion des p4 von ZMH 7515 *Hystrix indica* in Okklusalanzeige. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin. **B:** Schnittebene knapp unterhalb der Okklusalfäche, in schwarz ist der Schmelz dargestellt. Auf der lingualen Seite befinden sich drei Einfaltungen (Flexid I, Flexid II und Flexid III), von denen Flexid I gegabelt ist (Flexid I.1 und Fossettid 1.2). Buccal gelegen sind zwei Einfaltungen zu finden, Flexid IV und Flexid V. Zu beachten ist, dass die Unterkieferbezahnung von Hystricidae tetralophodont ist, hier allerdings ein zusätzliches Flexid vorliegt.



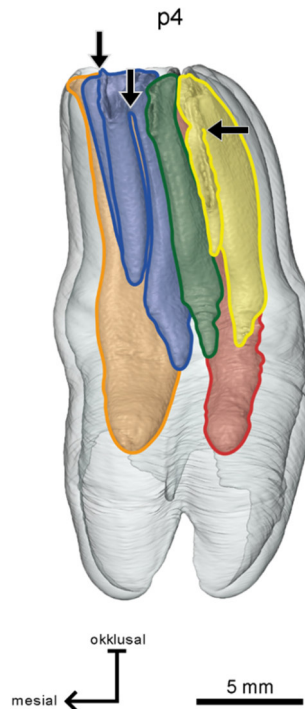
**Abb. 4-78:** 3D-Rekonstruktion der unteren Molaren von ZMH 7515 *Hystrix indica* in Okklusalanzeige. Das tetralophodonte Muster ist vor allem am m2 zu erkennen. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

auf der gleichen Höhe, danach folgen Fossettid 1.1.2, Fossettid 2 und Fossettid 3.2. Als letztes schließen sich Fossettid 4 und Fossettid 5, ebenfalls auf einer Höhe (**Abb. 4-80**). Bei den Molaren ist ein tetralophodontes Muster zu erkennen. Allerdings liegen bei allen drei Molaren nur noch Flexid II und Flexid IV als Einfaltung vor, die übrigen Strukturen (Fossettid 1 und Fossettid 3) sind bereits isoliert worden (**Abb. 4-78**). Dabei besteht im



**Abb. 4-79:** 3D-Rekonstruktion der Unterkieferbackenbezahnung von ZMH 7515 *Hystrix indica* in lingualer (**A**) und buccaler (**B**, gespiegelt) Ansicht. Der p4 ist gerade eruptiert und hat schon die Höhe der Molaren erreicht. In Lingualansicht (**A**) ist an der Seitenwand noch das letzte Stück der Einfaltung von Flexid II zu erkennen. In buccaler Ansicht (**B**) zeigt der p4 zwei Einfaltungen, die Molaren zeigen nur die Einfaltung von Flexid IV. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

m3 eine Verbindung zwischen Fossettid 3 und Flexid IV, die auf eine durchgehende Struktur in unangekauften Exemplaren schließen lässt. Im m1 liegen anstelle von Fossettid 1 drei separate Schmelzinseln vor (**Abb. 4-78**). Des Weiteren steht Flexid II im Begriff sich aufzuspalten.

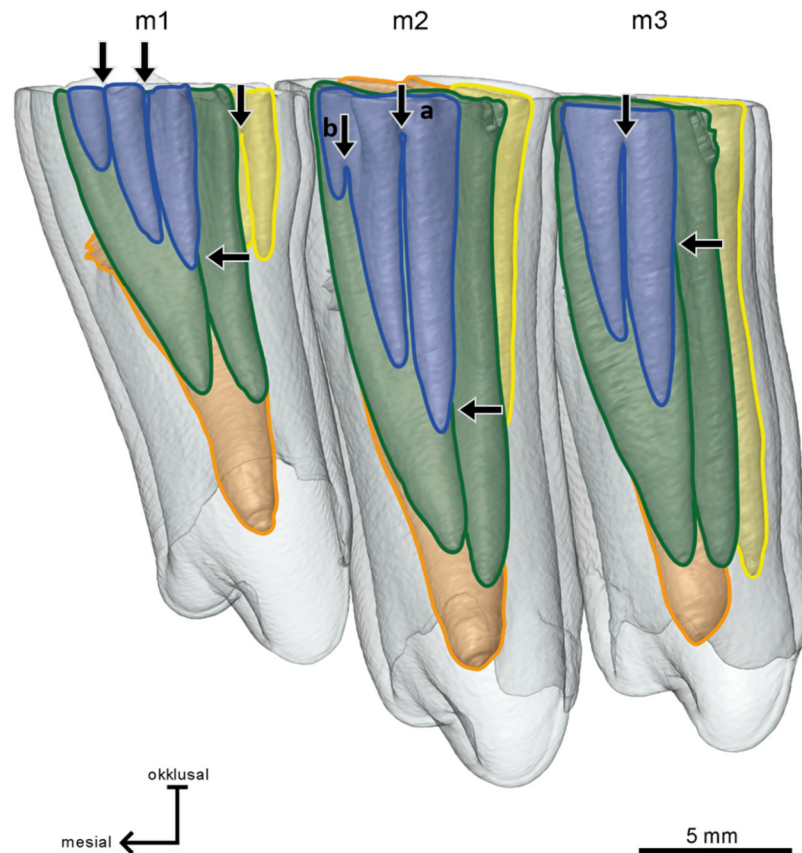


**Abb. 4-80:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils des p4 von ZMH 7515 *Hystrix indica* in lingualer Ansicht. Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die verschiedenen Fossettide sind in unterschiedlichen Farben dargestellt. Blau: Fossettid 1; Grün: Fossettid 2; Gelb: Fossettid 3; Orange: Fossettid 4; Rot: Fossettid 5. Die Pfeile zeigen Aufspaltungen der jeweiligen Fossettide.

Die Morphologie der Okklusalfäche der Molaren entspricht im Großen und Ganzen der von STIPB M 1137 *Hystrix cristata*. Auch die Reihenfolge der Isolation der Flexide scheint sich zu gleichen. Allerdings kann über die Isolation von Flexid I und Flexid III in ZMH 7515 *Hystrix indica* keine Aussage gemacht werden, da diese im vorliegenden Abkaustadium bereits isoliert sind (**Abb. 4-78**).

Im Gegensatz zu STIPB M 1137 *Hystrix cristata* sind in ZMH 7515 *Hystrix indica* deutlich mehr Aufspaltungen von Fossettiden zu finden. So spaltet sich Fossettid 1 im m1 und m2 je zwei Mal, in dem m3 nur einmal auf (**Abb. 4-81**). Dieses Fossettid spaltet in STIPB M 1137 *Hystrix cristata* gar nicht auf, eine Aufspaltung ist nur in Fossettid 2 in allen Zahnpositionen zu finden. Diese Aufspaltung kommt auch in den Molaren von ZMH 7515 *Hystrix indica* vor. Zusätzlich spaltet sich Fossettid 3 im m1 auf (**Abb. 4-81**).

Im Gegensatz zu STIPB M 1137 *Hystrix cristata*, in der die Fossettide alle etwa auf einer Höhe enden, ist bei ZMH 7515 *Hystrix indica* ein deutlicher Unterschied zu erkennen. Zunächst schließen sich die lingual liegenden Elemente (Fossettid 1.1, Fossettid 1.2.1, Fossettid 1.2.2, Fossettid 3 im m1 und m2), darauf folgen Fossettid 2.1 und Fossettid 2.2 und im m3 auch Fossettid 3 (**Abb. 4-81**). Nach der Schließung der übrigen Infundibula

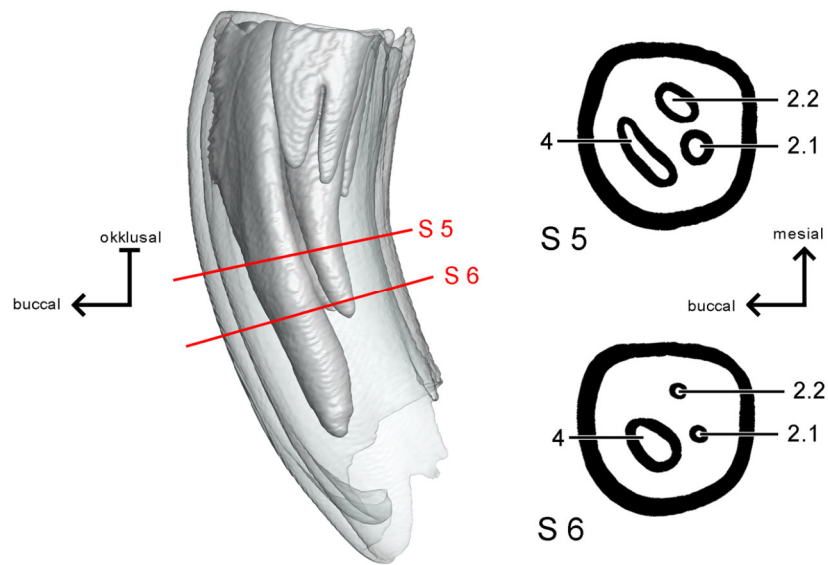


**Abb. 4-81:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils der unteren Molaren von ZMH 7515 *Hystrix indica*. Ansicht von lingual. Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die innen liegenden Fossettide sind farblich markiert. Blau: Fossettide 1; Grün: Fossettide 2; Gelb: Fossettide 3; Orange: Fossettide 4. Die Pfeile zeigen Aufspaltungen von Fossettiden. a: erste Aufspaltung; b: zweite Aufspaltung. Die Aufspaltung von Fossettide 1 des m1 erfolgte zu einem früheren Abkaustadium, so dass hier nicht mehr gesagt werden kann, welche von den Strukturen sich zuerst absplattete.

erweitert sich Fossettide 4, bevor es endet (**Abb. 4-82**). Dieses Muster lässt sich nicht bei STIPB M 1137 *Hystrix cristata* wiederfinden, da Fossettide 4 nicht über die übrigen Fossettide hinausreicht. Der Abstand zwischen dem Ende von Fossettide 4 und den übrigen Fossettiden nimmt von m1 zu m3 ab. Eine Übersicht über die Aufspaltungen der Unterkieferbezahnung ist in **Tab. 4-7** zu finden.

Mit Ausnahme der beiden buccal liegenden Infundibula des p4 verjüngen sich alle Infundibula nach apikal und laufen spitz zu, dies ist bei STIPB M 1137 *Hystrix cristata* nicht ganz so deutlich zu erkennen.

Bei beiden untersuchten Arten von *Hystrix* endet das äußere Schmelzband unterhalb von Fossettide 4 und zeichnet den Umriss des koronalen Bereichs der Wurzeln der Molaren nach. Im p4 von ZMH 7515 *Hystrix indica* reicht das umgebende Schmelzband sogar



**Abb. 4-82:** Ausgewählte Schnittebenen (S) des m1 von ZMH 7515 *Hystrix indica*. Die Lage der Schnittebenen ist anhand der 3D-Rekonstruktion des m1 dargestellt. Ansicht des Modells von distal. Nachdem die anderen Infundibula geschlossen sind, erweitert sich Fossettid 4 leicht. Nicht maßstabsgetreu.

deutlich weiter und umgibt einen Großteil der Wurzeln (**Abb. 4-79**).

Die Schmelzdicke der Unterkieferbackenzähne variiert nicht sonderlich mit zunehmender Abkauung, dabei besitzt meistens das umgebende Schmelzband eine größere Dicke als die einzelnen Fossettide.

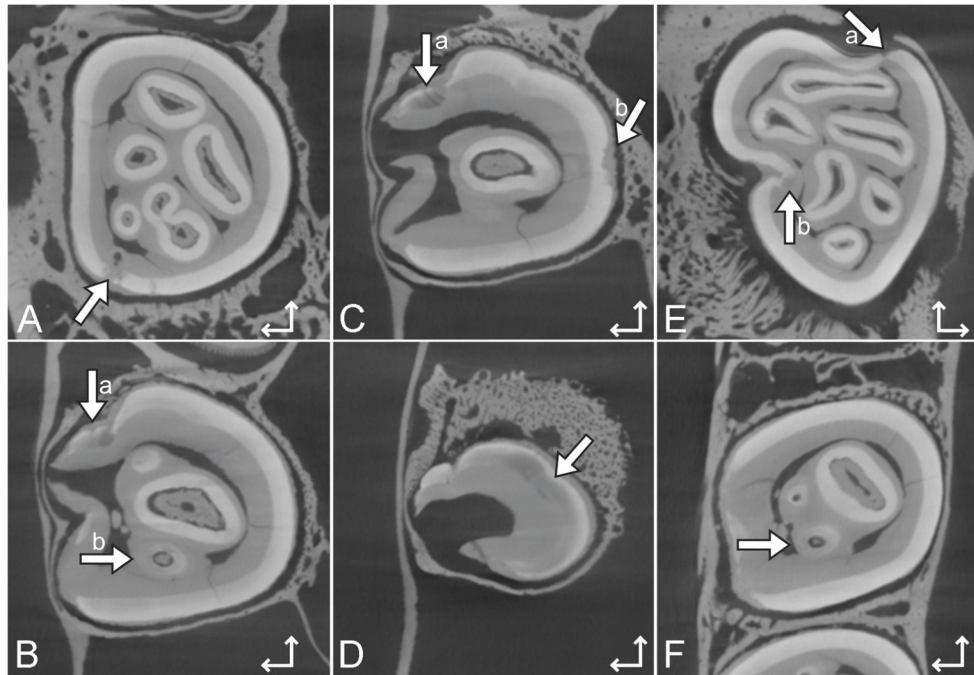
**Tab. 4-7:** Aufspaltungen der verschiedenen Strukturen der Ober- und Unterkieferbackenbezahnung von ZMH 7515 *Hystrix indica*. Die Ziffern geben die Häufigkeit der Aufspaltungen an, der Strich (-) besagt, dass diese Struktur nicht vorhanden ist. <sup>1</sup>: Aufgrund der abweichenden Morphologie des p4 ist die Zuordnung der Strukturen nicht gesichert. <sup>2</sup>: mesiale buccale Falte; <sup>3</sup>: distale buccale Falte; ?: Da Falte I gegabelt vorliegt, kann hier nicht direkt von einer Aufspaltung gesprochen werden, im Endeffekt entstehen aber drei Elemente aus einer Einfaltung. fd: Flexid; FS: Fossette; fsd: Fossettid; FX: Flexus.

Oberkiefer	P4	M1	M2	M3	Unterkiefer	p4 <sup>1</sup>	m1	m2	m3
FX I / FS 1	0	0	0	0	fd I / fsd 1	2?	2	2	1
FX II / FS 2	0	0	0	0	fd II / fsd 2	0	1	1	1
FX III / FS 3	2	2	1	1	fd III / fsd 3	1	1	0	0
FX IV / FS 4	0	0	0	0	fd IV <sup>2</sup> / fsd 4	0	0	0	0
FX V / FS 5	0	0	0	0	fd V <sup>3</sup> / fsd 5	0	-	-	-

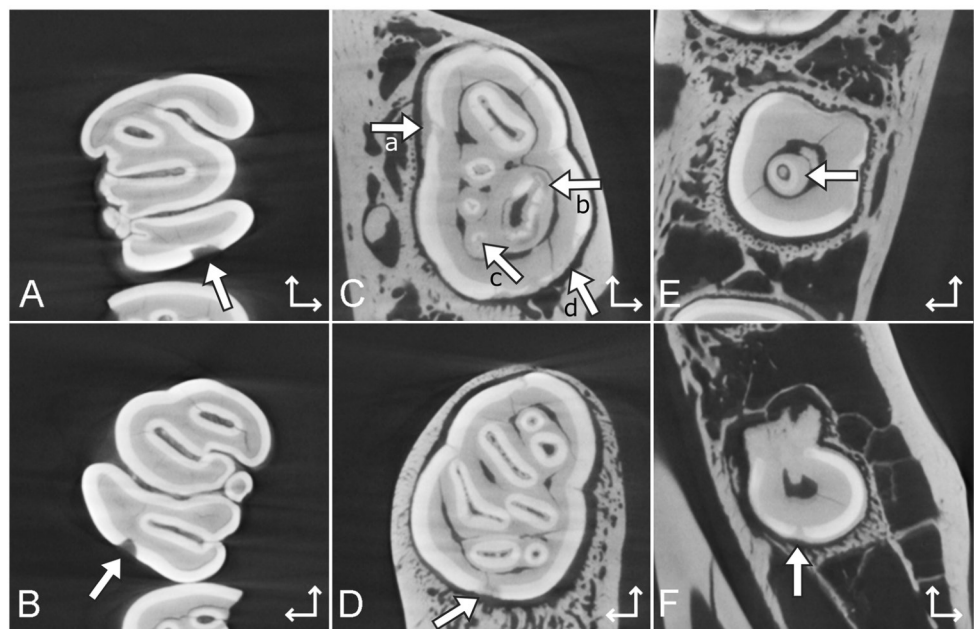
#### 4.6.2.3 Zustand der Mineralisation

Von Grauwertänderungen im Ober- und Unterkiefer von ZMH 7515 *Hystrix indica* betroffen sind Bereiche des äußeren Schmelzbandes, wie im rechten P4 (**Abb. 4-83 A-D**), rechten und linken p4 (**Abb. 4-84 C & D**) und rechten m2 (**Abb. 4-84 F**). Die Grauwertänderung des rechten P4 scheint mit der Bildung einer zusätzlichen kleinen Einfaltung zusammenzuhängen (**Abb. 4-83 A**). Der linke P4 weist am mesialen äußeren Schmelzband zwar keine Grauwertänderungen auf, dafür aber eine kleine Einkerbung (**Abb. 4-83 E**). Bei beiden p4 ist ebenfalls im distalen Bereich des äußeren Schmelzbandes ein Bereich vorzufinden, in dem kein Schmelz vorhanden ist (**Abb. 4-84 A & B**). Auch die Infundibula können betroffen sein, hier treten Änderungen der Grauwerte vor allem im apikalen Bereich in mehreren Zahnpositionen auf. Beispiele dafür sind in **Abb. 4-83 B & F** und **Abb. 4-84 D & E** zu finden. Meist sind die Grauwertänderungen regelmäßig mit einem fließenden Übergang zu den ursprünglichen Grauwerten. In den p4 dagegen zeigt sich ein sprunghafter Wechsel der Grauwerte innerhalb einer geringen Fläche, welches dem p4 zum Teil ein etwas beschädigtes Aussehen verleiht. Ein Beispiel ist in **Abb. 4-84 D** zu finden. Auch diese sprunghaften Grauwertänderungen lassen sich eher im apikalen Bereich finden.





**Abb. 4-83:** Ausschnitte aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel des Oberkiefers von ZMH 7515 *Hystrix indica*. Schmelz wird in hellem Grau, Dentin, Zement und Knochen in dunklerem Grau dargestellt. Die dicken Pfeile markieren Bereiche, in denen der Grauwert des Schmelzes sich dem von Dentin oder Zement annähert. **A:** P4 dex; **B:** P4 dex, weiter apikal als A; **C:** P4 dex, weiter apikal als A oder B; **D:** P4 dex, weiter apikal als A, B oder C; **E:** P4 sin; **F:** M2 dex. Die dünnen Pfeile zeigen mesial (Pfeil nach oben) und buccal an.



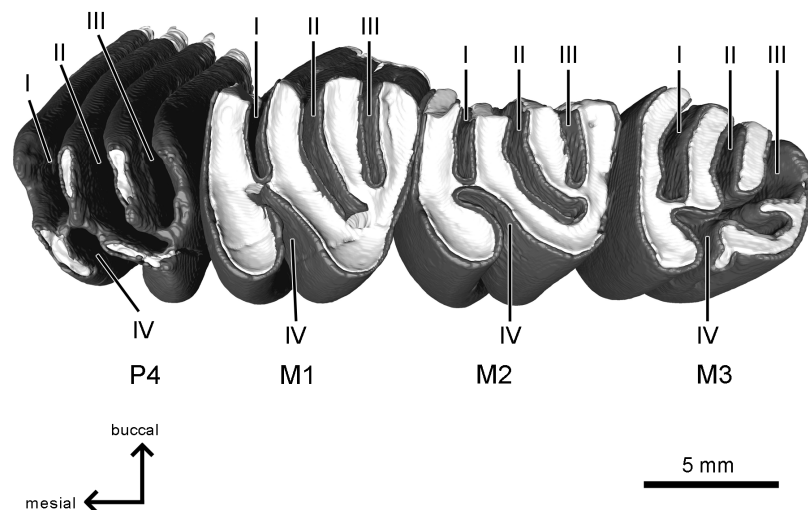
**Abb. 4-84:** Ausschnitte aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel des Unterkiefers von ZMH 7515 *Hystrix indica*. Schmelz wird in hellem Grau, Dentin, Zement und Knochen in dunklerem Grau dargestellt. Die dicken Pfeile markieren Bereiche, in denen der Grauwert des Schmelzes sich dem von Dentin oder Zement annähert. **A:** p4 dex; **B:** p4 sin; **C:** p4 dex, weiter apikal als A; **D:** p4 sin, weiter apikal als B; **E:** m1 sin; **F:** m2 dex. Die dünnen Pfeile geben mesial (Pfeil nach oben) und buccal an.

## 4.7 *Castor*

### 4.7.1 *Castor canadensis*

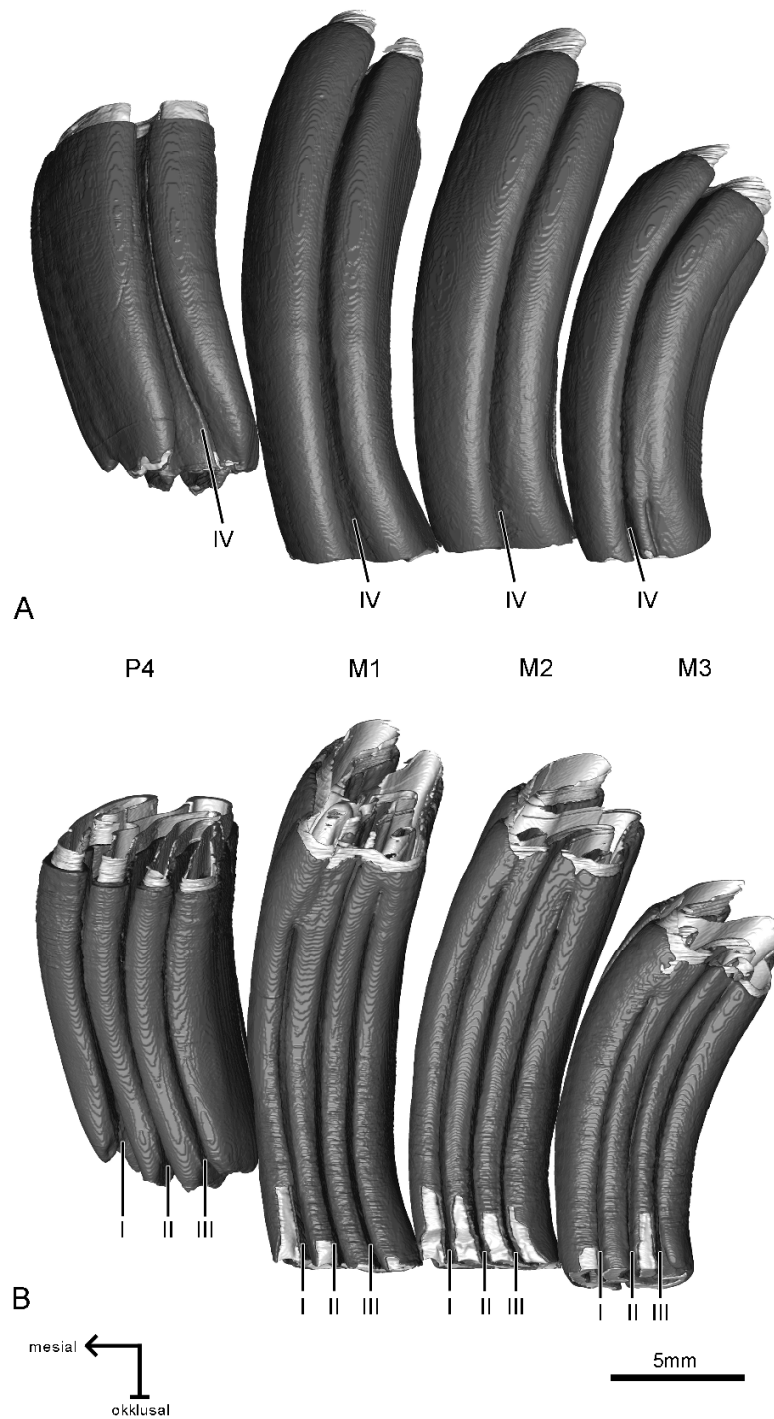
#### 4.7.1.1 Oberkiefer

Bei dem Exemplar STIPB M 3346 *Castor canadensis* wurde die rechte Hälfte des Oberkiefers untersucht. Alle vier Zahnpositionen (P4 – M3) liegen vor, die drei Molaren sind in Gebrauch, während der Prämolare gerade gewechselt wird und in einem unangekauften Zustand vorliegt. Wurzeln sind noch bei keiner der vier Zahnpositionen ausgebildet. Von M1 zu M3 nimmt die Größe der Okklusalfäche ab (**Abb. 4-85**). Die Mineralisation des Schmelzanteils in allen Zahnpositionen ist in dem vorliegenden Zustand noch nicht abgeschlossen (**Abb. 4-86**), dies wird in einem späteren Zeitpunkt der Ontogenese erreicht. Dann erfolgt auch die Wurzelbildung. Die Bezahnung zeigt eine Krümmung nach buccal sowie nach distal (**Abb. 4-85 & Abb. 4-86**). Schon im unangekauften Stadium ist der Faltenbau eines tetralophodonten Musters zu erkennen. Im vorliegenden Abkaustadium liegen noch alle Einfaltungen vor, Schmelzinseln sind noch keine vorhanden. Der M3 zeigt im distalen Bereich eine leichte Abweichung des tetralophodonten Musters (**Abb. 4-85**). Interessanterweise zeigen nicht nur der rechte,

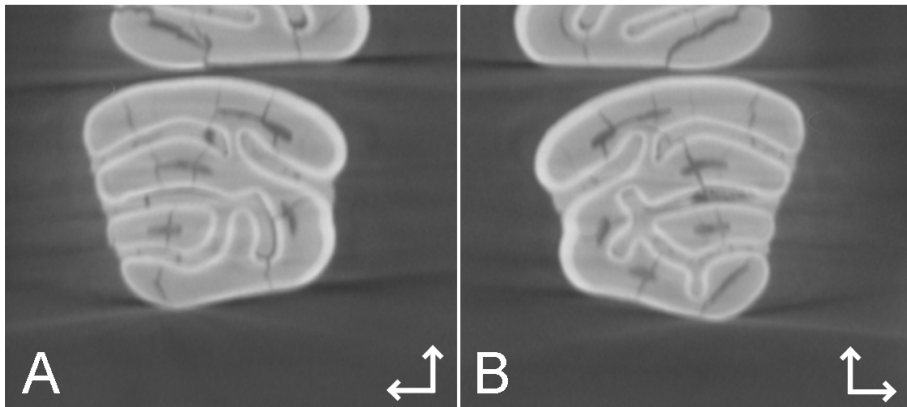


**Abb. 4-85:** 3D-Rekonstruktion der rechten oberen Backenbezahnung von STIPB M 3346 *Castor canadensis* in Okklusalan-sicht (gespiegelt). Der P4 ist noch nicht vollständig eruptiert und zeigt noch keine Abnutzungsspuren. Die zu erkennenden Dentinfreilegungen des P4 sind vermutlich postmortal verursacht worden. Alle vier Zahnpositionen zeigen ein tetralophodontes Muster. Am M3 sind Verschmelzungen von Flexus II, Flexus III und Flexus IV zu erkennen. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.





**Abb. 4-86:** 3D-Rekonstruktion der rechten oberen Backenbezahnung von STIPB M 3346 *Castor canadensis* in lingualer (**A**) und buccaler (**B**, gespiegelt) Ansicht. Der P4 ist noch nicht eruptiert. Alle vier Zahnpositionen sind noch nicht vollständig ausgebildet. Im koronalen Bereich der Molaren sind Teile des Schmelzbandes weggebrochen, so dass das darunter liegende Dentin zu erkennen ist. An der Seitenwand lassen sich in lingualer Ansicht (**A**) die Einfaltungen von Flexus IV, in buccaler Ansicht (**B**) die Einfaltungen von Flexus I, Flexus II und Flexus III finden. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

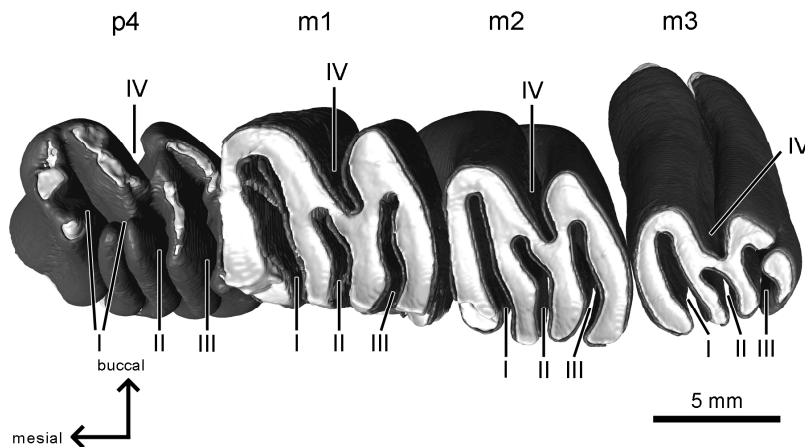


**Abb. 4-87:** Ausschnitte aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel von STIPB 3346 *Castor canadensis*. **A:** M3 dex; **B:** M3 sin. Obwohl es sich um ein Individuum handelt, zeigen die M3 im distalen Bereich ein leicht unterschiedliches Muster. Der Schmelzanteil ist Hellgrau, Dentin und Zement in einem dunkleren Grau dargestellt. Die Pfeile zeigen mesial (Pfeil nach oben) und buccal an.

sondern auch der linke M3 unterschiedliche Abweichungen vom tetralophodonten Bauplan (**Abb. 4-87**). In allen Zahnpositionen ist der Verlauf der buccal gelegenen Flexus nahezu parallel zueinander und buccolingual orientiert, wobei der lingual gelegene Bereich von Flexus II leicht nach distal gebogen ist (**Abb. 4-85**). Flexus IV dagegen ist schräg von distolingual nach mesiobuccal geneigt. Dieses Muster bleibt auch mit zunehmender Abkautung lange erhalten. Schmelzinseln bilden sich erst in einem späten Abkaustadium, kurz bevor die Mineralisation in dem vorliegenden Individuum endet. Bei allen drei Molaren erfolgt zunächst die Isolation von Flexus I, kurz darauf wird Flexus III isoliert (**Abb. 4-86 B**). Kurz nach der Isolation von Flexus III endet die Mineralisation der Molaren, der P4 ist sogar noch weniger weit ausgebildet, hier wurden noch keine Flexus isoliert (**Abb. 4-86**). Sehr weit apikal, kurz bevor der Zahn endet, ist in allen vier Zahnpositionen eine leichte Krenulation zu finden.

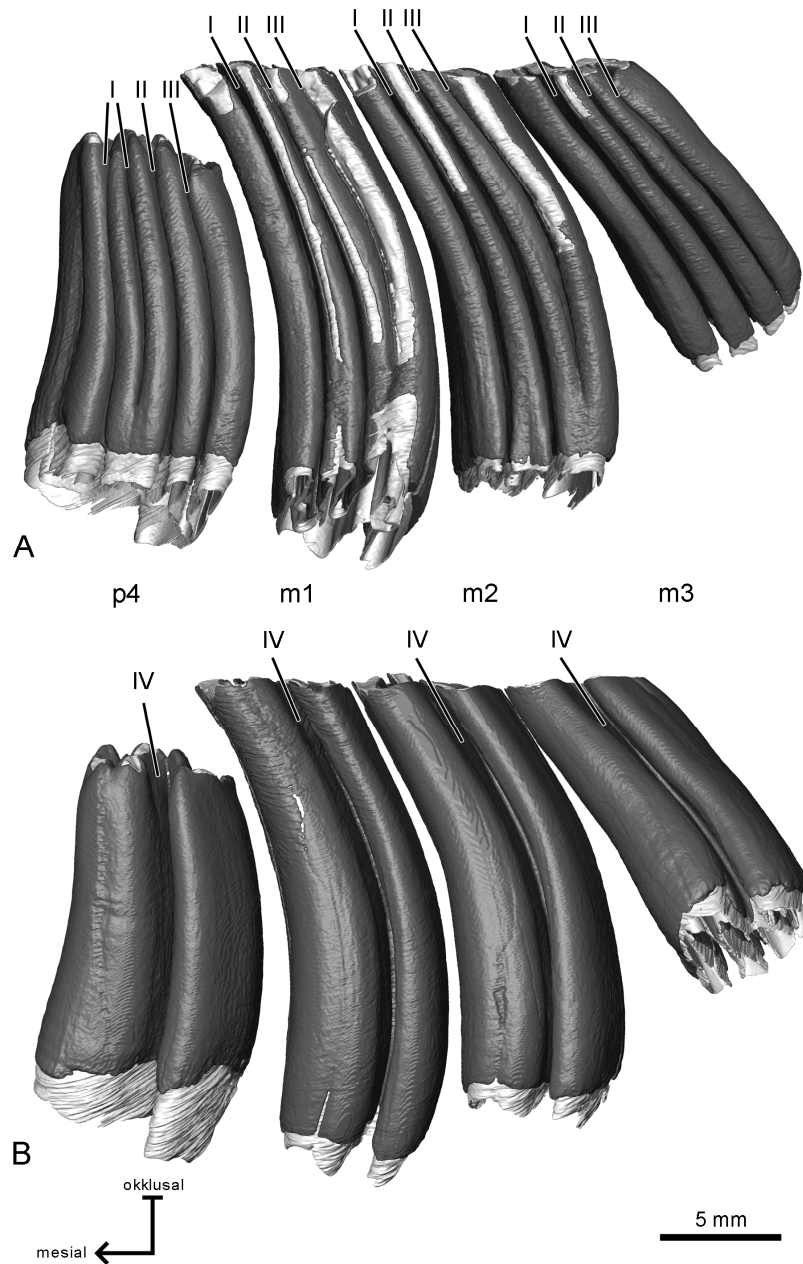
#### 4.7.1.2 Unterkiefer

Im Unterkiefer von STIPB M 3346 *Castor canadensis* wurden die Zahnpositionen der linken Kieferhälfte untersucht. Wie auch im Oberkiefer liegen alle vier Zahnpositionen vor, m1 bis m3 angekaut, p4 im Wechsel und ohne Abnutzungsspuren (**Abb. 4-88**). Die Größe der Okklusalfäche verringert sich von m1 zu m3 (**Abb. 4-88**). Wie auch im Oberkiefer ist die Bezahnung nach apikal noch nicht vollständig mineralisiert (**Abb. 4-89**). Die Unterkieferbackenbezahnung ist nach lingual sowie nach mesial gekrümmt (**Abb. 4-88 & Abb. 4-89**). Im Vergleich zu den übrigen Zähnen liegt der m3 leicht schräg im



**Abb. 4-88:** 3D-Rekonstruktion der linken Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 3346 *Castor canadensis* in okklusaler Ansicht (gespiegelt). Der p4 ist noch nicht eruptiert und zeigt noch keine Abnutzungsspuren. Die zu erkennenden Dentinfreilegungen des p4 sind vermutlich postmortal verursacht worden. Bei allen vier Zahnpositionen ist ein tetralophodontes Muster zu erkennen. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

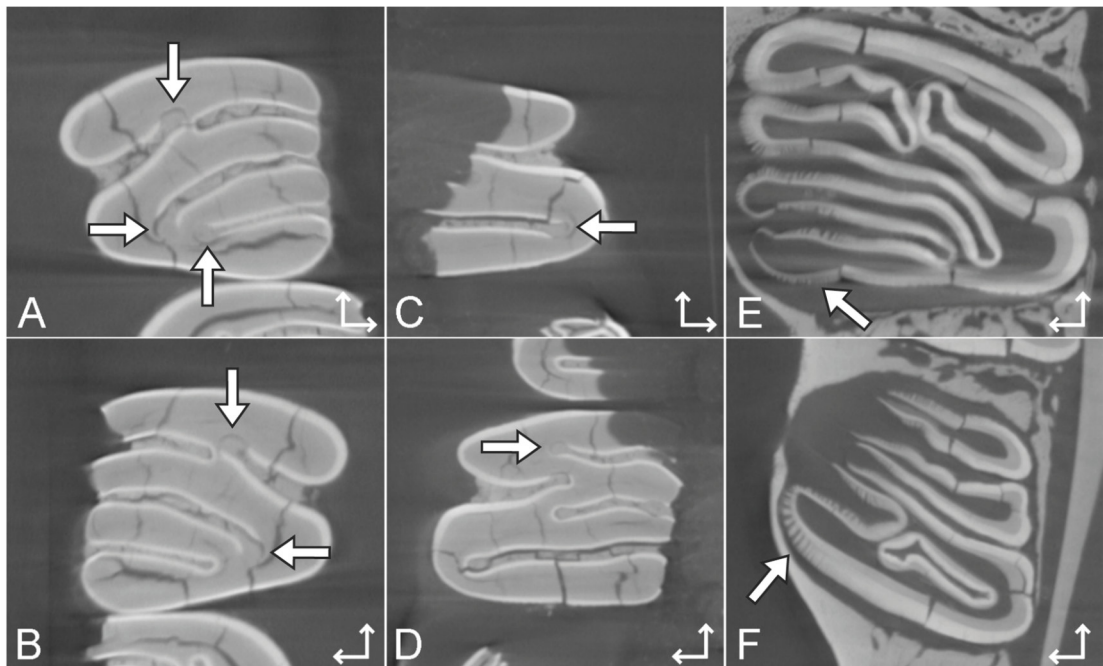
Kiefer. Schon im unangekauften Zustand lässt sich ein tetralophodontes Muster erkennen. Allerdings zeigt der p4 im lingualen Bereich von Flexid I eine zusätzliche, nicht zum ursprünglichen tetralophodonten Muster gehörende Struktur (**Abb. 4-88**). Die lingualen Flexide verlaufen annähernd parallel zueinander etwa buccolingual orientiert. Flexid IV verläuft von mesiobuccal nach distolingual (**Abb. 4-88**). Das tetralophodonte Muster bleibt auch im Unterkiefer über einen Großteil der vorhandenen Zahnhöhe erhalten. Erst weit apikal wird am m1 und m2 Flexid III isoliert (**Abb. 4-89 A**). Ebenfalls sehr weit apikal kann vor allem im m1 und m2 eine leichte Krenulation der Infundibula beobachtet werden. Da die Bezahnung noch nicht vollständig ausgebildet ist, kann über die restliche, bisher noch nicht angelegte Zahnhöhe und die Wurzelbildung keine Aussage getroffen werden.



**Abb. 4-89:** 3D-Rekonstruktion der Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 3346 *Castor canadensis* in lingualer (**A**, gespiegelt) und buccaler (**B**) Ansicht. Der p4 ist noch nicht eruptiert. Alle vier Zahnpositionen sind noch nicht vollständig ausgebildet. An den Seitenwänden sind in lingualer Ansicht (**A**) die Einfaltungen von Flexid I, Flexid II und Flexid III, in buccaler Ansicht (**B**) von Flexid IV zu erkennen. In Lingualansicht sind Teile des äußeren Schmelzbandes weggebrochen, so dass dort das Dentin freiliegt. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

#### 4.7.1.3 Zustand der Mineralisation

Sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer von STIPB M 3346 *Castor canadensis* lassen sich Grauwertänderungen finden (**Abb. 4-90**). Dies ist vor allem an den Umbiegungspunkten der Flexus/Flexide zu finden (**Abb. 4-90 A-D**). Da die Zahnbildung noch nicht abgeschlossen ist, befindet sich der Schmelz im apikalen Bereich im Zustand der Bildung. In diesen Bereichen weist er eine fransige Struktur auf (**Abb. 4-90 E & F**).

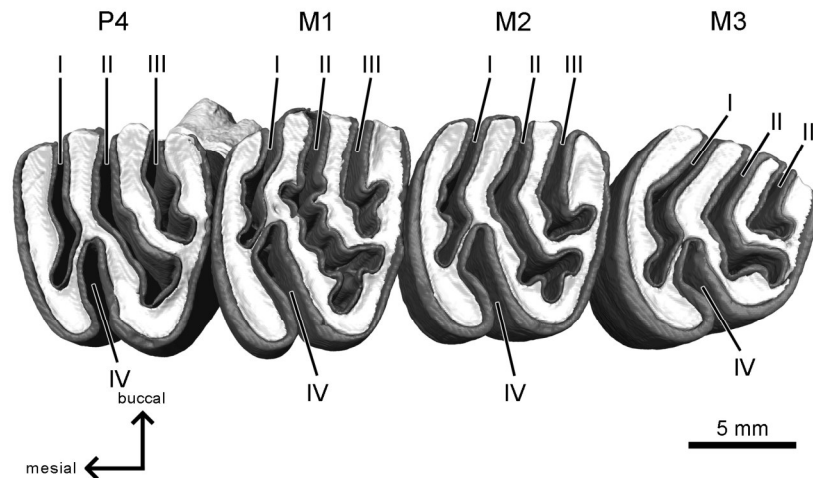


**Abb. 4-90:** Ausschnitte aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel von STIPB M 3346 *Castor canadensis*. Der Schmelzanteil ist Hellgrau dargestellt, Zement und Dentin in dunklerem Grau. Dunklere Bereiche, die inmitten eines Schmelzbandes liegen (dicke Pfeile) weisen auf eine unvollständige Mineralisation des Schmelzes hin. Abbildungen E und F zeigen den apikalen, noch nicht vollständig mineralisierten Bereich der Bezahnung. Der noch nicht gebildete Schmelzbereich zeichnet sich durch sein fransiges Aussehen aus. **A:** M1 sin; **B:** M1 dex; **C:** p4 dex; **D:** p4 sin; **E:** P4 dex; **F:** m3 sin. Die dünnen Pfeile geben mesial (Pfeil nach oben) und buccal an.

#### 4.7.2 *Castor fiber*

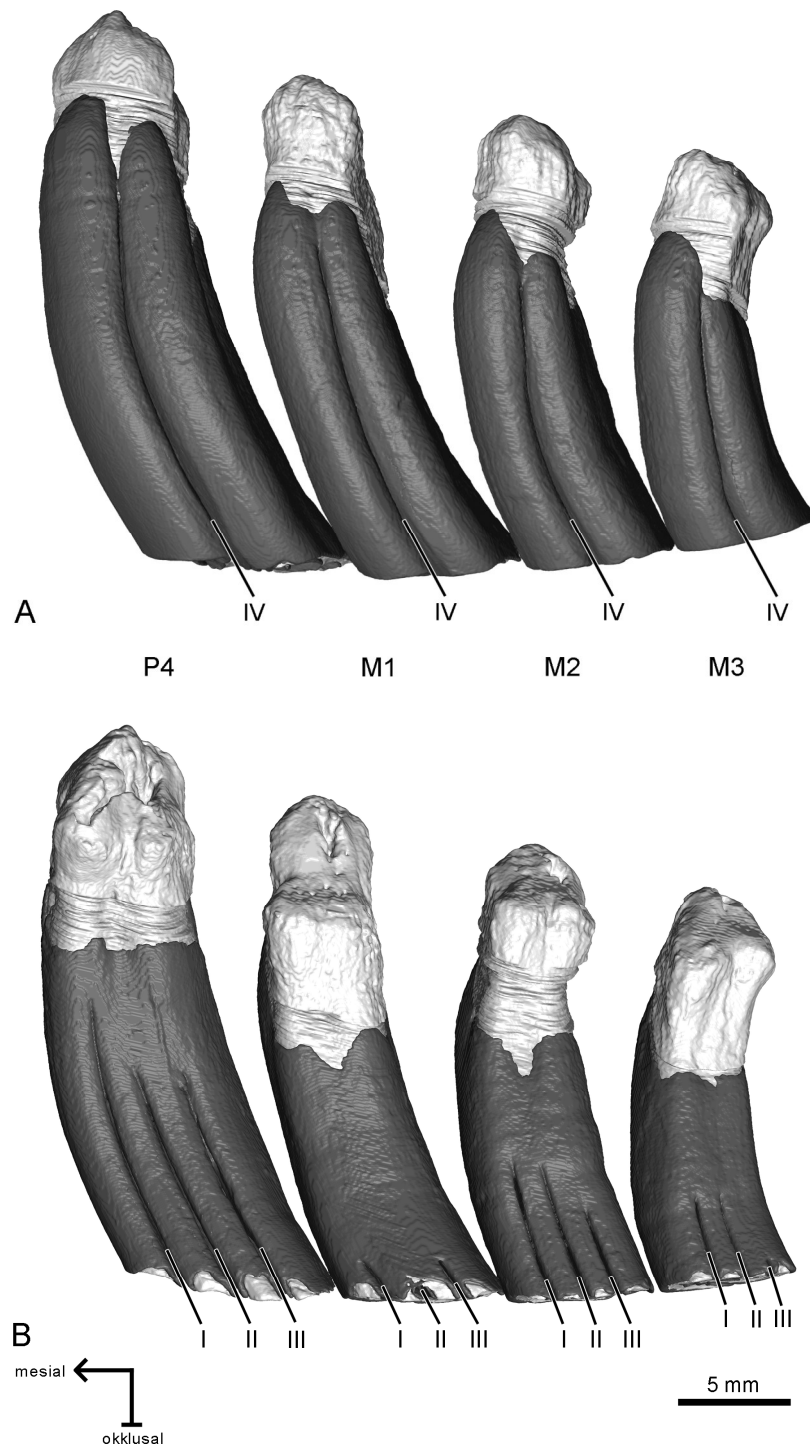
##### 4.7.2.1 Oberkiefer

Im Oberkiefer von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* wurde die Backenbezahnung der linken Kieferhälfte rekonstruiert. Alle vier Zahnpositionen (P4 – M3) liegen vor und sind in einem fortgeschrittenen Zustand der Abkauung (**Abb. 4-91**). Die Morphologie der Bezahnung



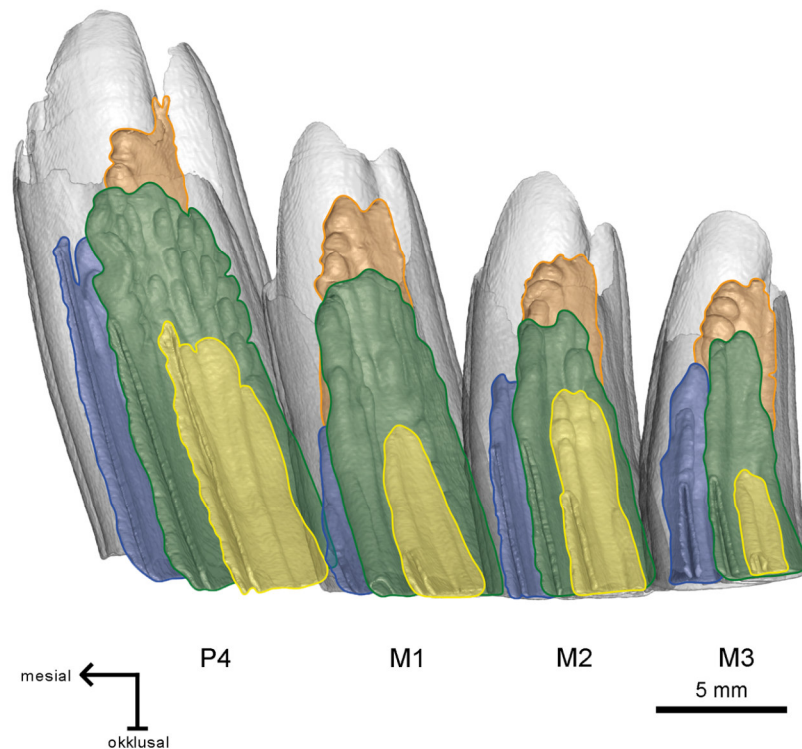
**Abb. 4-91:** 3D-Rekonstruktion der linken Oberkieferbackenbezahnung von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* in Okklusalan­sicht. Alle vier Zahnpositionen zeigen ein tetralophodontes Muster. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

unterscheidet sich nicht stark von der von STIPB M 3346 *Castor canadensis*. Die vorliegenden Unterschiede sind hauptsächlich auf das fortgeschrittenere Abkaustadium von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* zurückzuführen. So ist etwa die Wurzelbildung in allen vier Zahnpositionen abgeschlossen (**Abb. 4-92**). Die einzelnen Wurzeln (eine große Wurzel lingual, zwei kleinere buccal pro Zahnposition) lassen sich aufgrund der verstärkten Zementbildung im apikalen Bereich der Zähne nicht gut unterscheiden (**Abb. 4-92**). Aufgrund des Abkaustadiums ist in allen vier Zahnpositionen das tetralophodonte Muster zu erkennen und der Großteil der Flexus ist noch erhalten, mit Ausnahme von Flexus II des M1, der schon isoliert wurde (**Abb. 4-91**). Flexus III des M3 steht kurz vor der Isolation, alle anderen Flexus werden erst später isoliert (etwa in der unteren Hälfte bis ein Drittel der noch vorliegenden Zahnhöhe) (**Abb. 4-92 B**). Einzig im M1 sind die Spuren der Flexus auf der buccalen Seite des Zahns nur im koronalen Bereich erhalten, so dass hier die Flexus mit zunehmender Abkauung bald isoliert werden. Die Reihenfolge der Isolation unterscheidet sich von der von STIPB M 3346 *Castor canadensis*. Bei STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* wird zuerst Flexus III isoliert, daraufhin folgen Flexus I und Flexus II. In allen Zahnpositionen wird zuerst Flexus III geschlossen. Als nächstes endet Flexus I, dann Flexus III. Flexus IV reicht am weitesten nach apikal (**Abb. 4-93**). Die einzelnen Flexus von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* weisen eine Krenulation auf, die vor allem bei Flexus II des M1 deutlich ausgeprägt ist (**Abb. 4-91**). Eine beginnende Krenulation ist ebenfalls bei STIPB M 3346 *Castor canadensis* sehr weit apikal zu erkennen und scheint typisch für ältere Exemplare von *Castor* sp. zu sein (Hünemann



**Abb. 4-92:** 3D-Rekonstruktion der linken oberen Backenbezahnung von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* in lingualer (A, gespiegelt) und buccaler (B) Ansicht. An den Seitenwänden der Zähne ist lingual (A) die Einfaltung von Flexus IV, buccal (B) die Einfaltungen von Flexus I, Flexus II und Flexus III zu erkennen. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

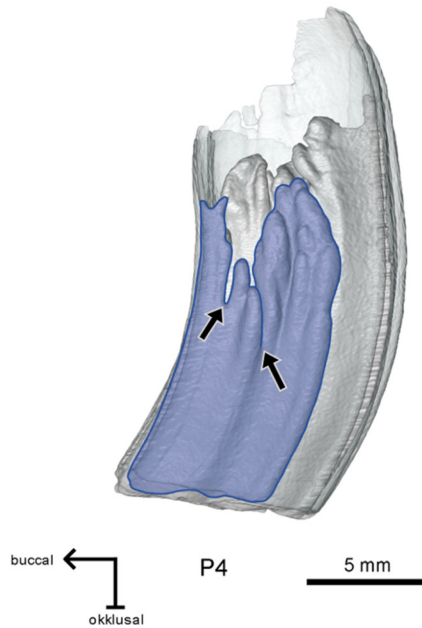




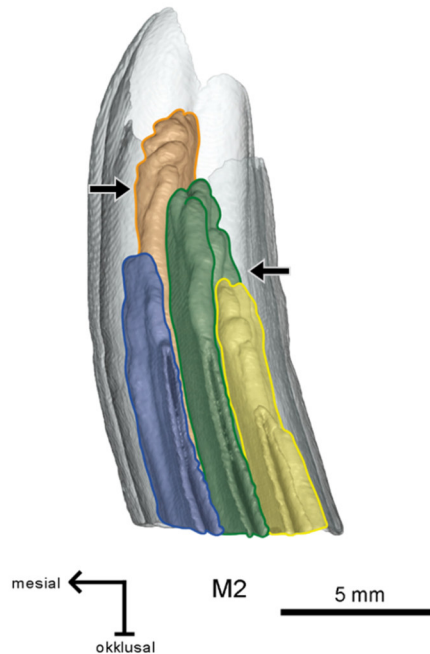
**Abb. 4-93:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils der linken oberen Backenbezahnung von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* in buccaler Ansicht. Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die internen Strukturen sind farbig hinterlegt. Blau: Flexus I; Grün: Flexus II; Gelb: Flexus III; Orange: Flexus IV.

1966, Piechocki & Stiefel 1977). Mit zunehmender Abkauung wird diese Krenulation verstärkt (**Abb. 4-96**). Dadurch werden in späteren Abkaustadien einzelne Elemente der ursprünglichen Falten abgespalten und bilden kleine, eigenständige Fossetten, die allerdings oft kurz darauf geschlossen werden. Aufspaltungen von größeren Elementen lassen sich vor allem bei dem P4 finden, etwa bei Flexus I (**Abb. 4-94**) (**Tab. 4-8**). Auffällig ist, dass sich die Krenulation und die damit verbundenen Aufspaltungen vor allem in solchen Bereichen der Infundibula finden lässt, neben denen keine weiteren Infundibula liegen. So lässt sich eine häufige Aufspaltung in kleinere Elemente z.B. an Flexus II des P4, M1 und M2 im apikalen Bereich auf der distal liegenden Schmelzwand finden, nachdem Flexus III geschlossen wurde. Auf der anderen Seite, zu Flexus I und Flexus IV hin, sind dagegen keinerlei Aufspaltungen vorhanden (**Abb. 4-95**). Diese Morphologie ist auch bei den anderen Flexiden zu erkennen.

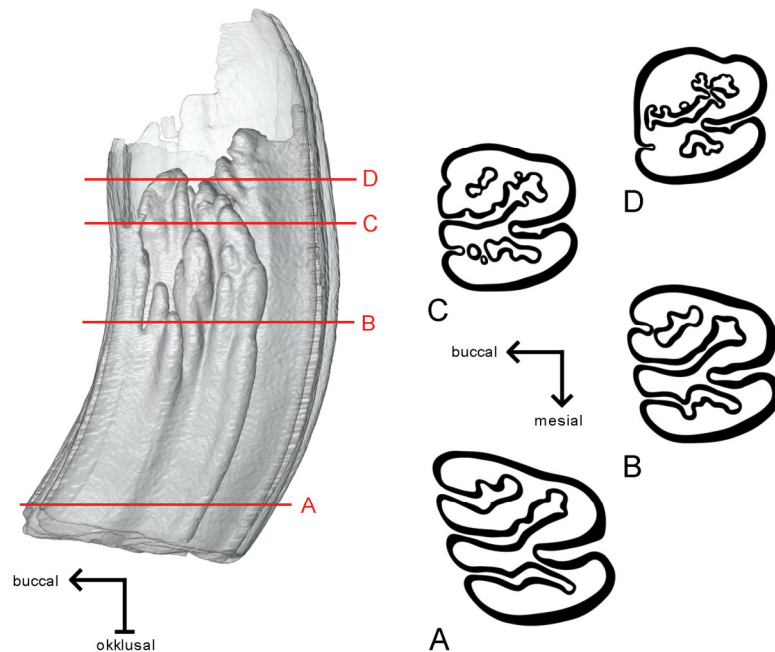




**Abb. 4-94:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils des P4 von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber*, Ansicht von mesial. Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Flexus I ist blau hinterlegt. Die Pfeile markieren größere Aufspaltungen von Flexus I.



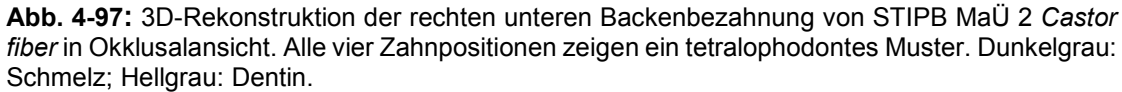
**Abb. 4-95:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils des M2 von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* in buccaler Ansicht. Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die Flexus sind farblich hinterlegt. Blau: Flexus I; Grün: Flexus II; Gelb: Flexus III; Orange: Flexus IV. Die Pfeile markieren die Bereiche, in denen die Flexus krenuliert sind.



**Abb. 4-96:** Krenulation der Flexus über die Ontogenese des P4 von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber*. Links: 3D-Modell mit Lage der aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel entnommenen Schnittbildern. Ansicht von distal. Rechts: Schmelzanteil der jeweiligen Schnittbilder. Von Bild A zu Bild D ist eine Zunahme der Krenulation der Flexus zu erkennen. Nicht maßstabsgetreu. Die hier dargestellten Schnittbilder entsprechen nicht den für die Messungen erstellten Schnittebenen.

#### 4.7.2.2 Unterkiefer

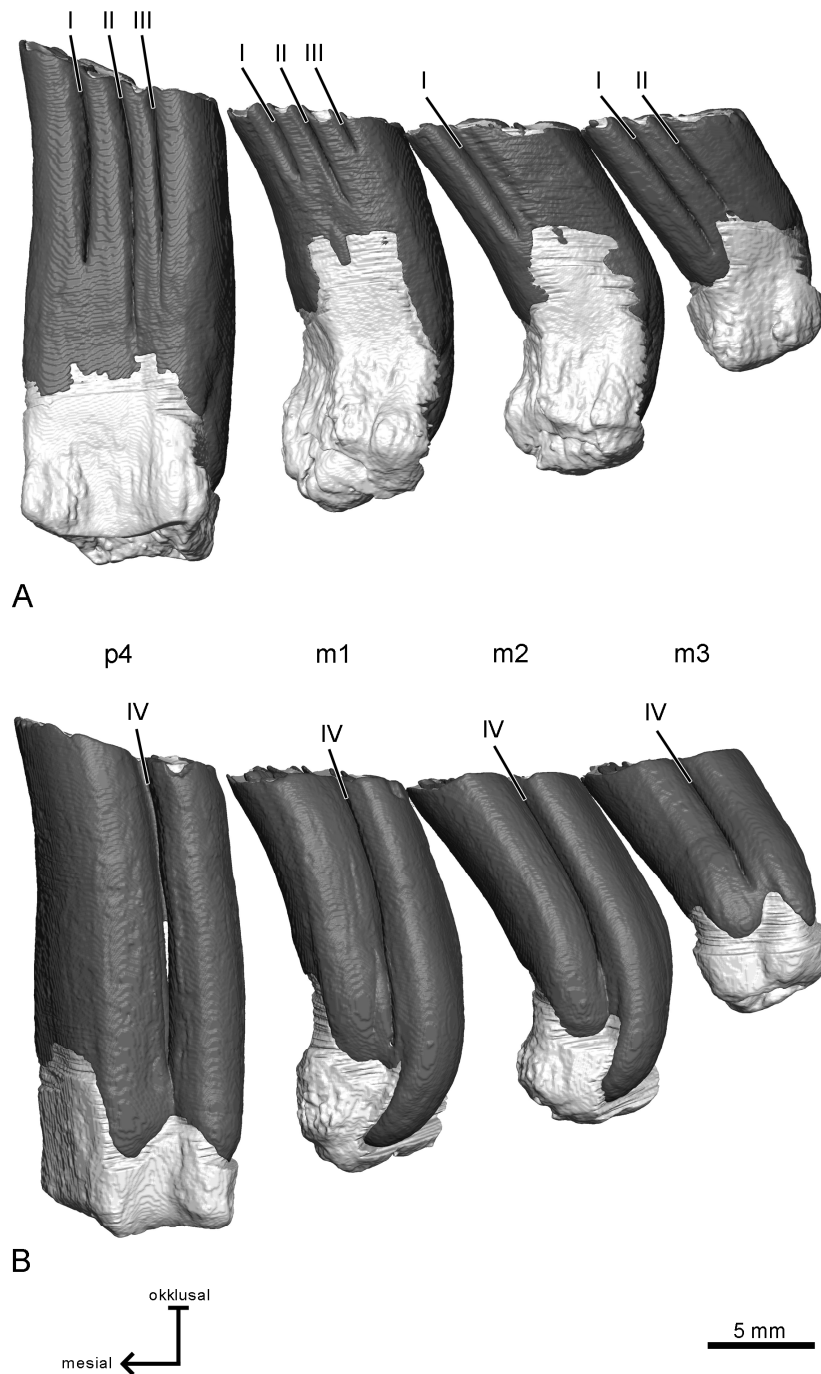
Aufgrund von kleineren Brüchen im Schmelz des linken Unterkiefers wurde die Backenbezahnung des rechten Unterkiefers von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* rekonstruiert. Alle vier Zahnpositionen (p4 – m3) liegen vor und sind angekauft (**Abb. 4-97**). Die Wurzelbildung ist bei allen vier Zahnpositionen abgeschlossen (**Abb. 4-98**). Aufgrund der starken Zementbildung sind die einzelnen Wurzeln nicht zu erkennen (**Abb. 4-98**). Die Morphologie der Unterkieferbackenbezahnung entspricht im Großen und Ganzen der von STIPB M 3346 *Castor canadensis*. Bei STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* ist keine deutliche Krümmung der Backenbezahnung zu erkennen, allerdings liegen vor allem die Molaren leicht nach lingual geneigt im Kiefer (**Abb. 4-98**). Aufgrund des fortgeschrittenen Abkaustadiums von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* ist im m2 und m3 Flexid III bereits isoliert, die anderen Flexide liegen noch als Einfaltungen vor. Flexid II des m2 steht kurz vor der Isolation. Die Isolation der Flexide erfolgt in folgender Reihenfolge, zuerst Flexid III, dann Flexid I und Flexid II (**Abb. 4-98 A**) und zuletzt Flexid IV (**Abb. 4-98 B**). Flexid IV wird



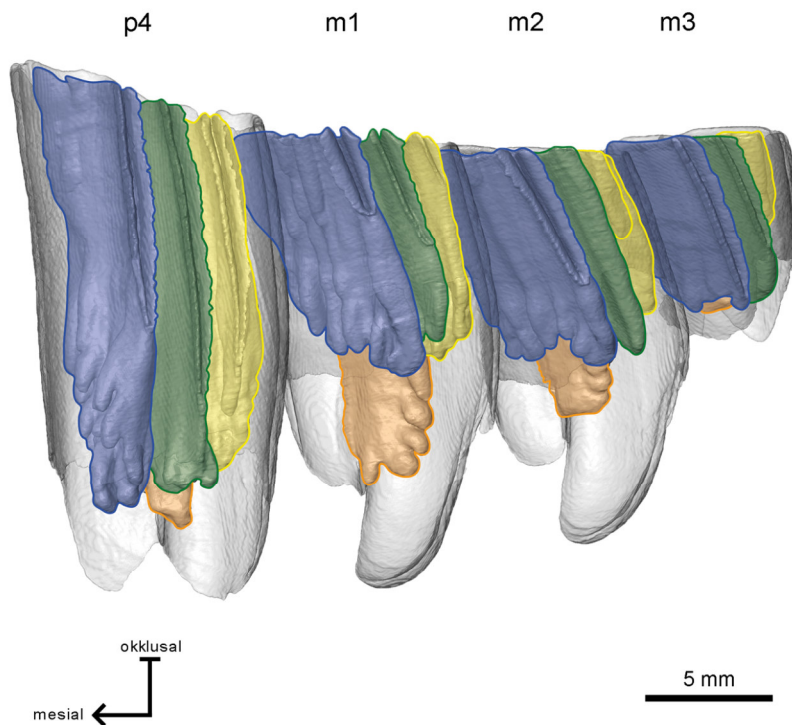
Die Unterkieferbackenbezahnung von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* zeigt eine Krenulation der Flexide, die mit zunehmender Abkautung stärker wird (**Abb. 4-101**). Wie auch im Oberkiefer von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* werden durch die Krenulation kleinere Elemente abgeschnürt, die kurz danach enden. Dieses ist vor allem dort zu finden, wo keine anderen Infundibula vorliegen. Größere, länger existierende Aufspaltungen lassen sich nur an Flexid I des p4 und an Flexid III aller Zahnpositionen mit Ausnahme des m3 finden (**Abb. 4-100**) (**Tab. 4-8**).

Das umgebende Schmelzband endet auf gleicher Höhe wie die Infundibula, im Falle des m1 und m2 zieht die buccale Seite sich bis zum Ende von Flexid IV (**Abb. 4-98**).

Oberkiefer	P4	M1	M2	M3	Unterkiefer	p4	m1	m2	m3
FX I / FS 1	2	0	0	1	fd I / fsd 1	1	0	0	0
FX II / FS 2	1	0	0	0	fd II / fsd 2	0	0	0	0
FX III / FS 3	1	0	0	0	fd III / fsd 3	1	1	1	0
FX IV / FS 4	0	0	0	0	fd IV / fsd 4	0	0	0	0



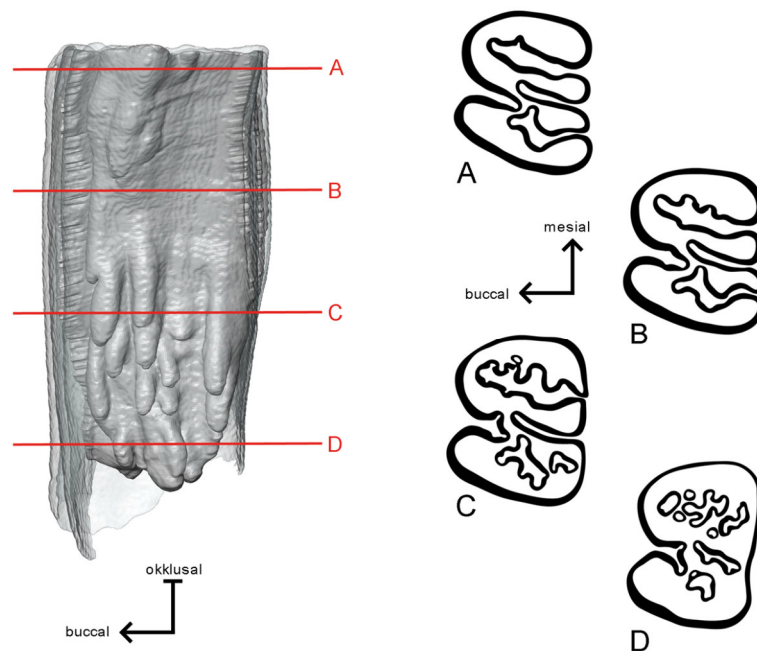
**Abb. 4-98:** 3D-Rekonstruktion der rechten unteren Backenbezahnung von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* in lingualer (A) und buccaler (B, gespiegelt) Ansicht. Auf der Seitenwand ist in lingualer Ansicht (A) die Einfaltungen von Flexid I, Flexid II und Flexid III, in buccaler Ansicht (B) die Einfaltung von Flexid IV zu erkennen. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.



**Abb. 4-99:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils der rechten Unterkieferbackenbezahnung von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* in Lingualansicht. Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die internen Strukturen sind farbig hinterlegt. Blau: Flexid I; Grün: Flexid II; Gelb: Flexid III; Orange: Flexid IV.



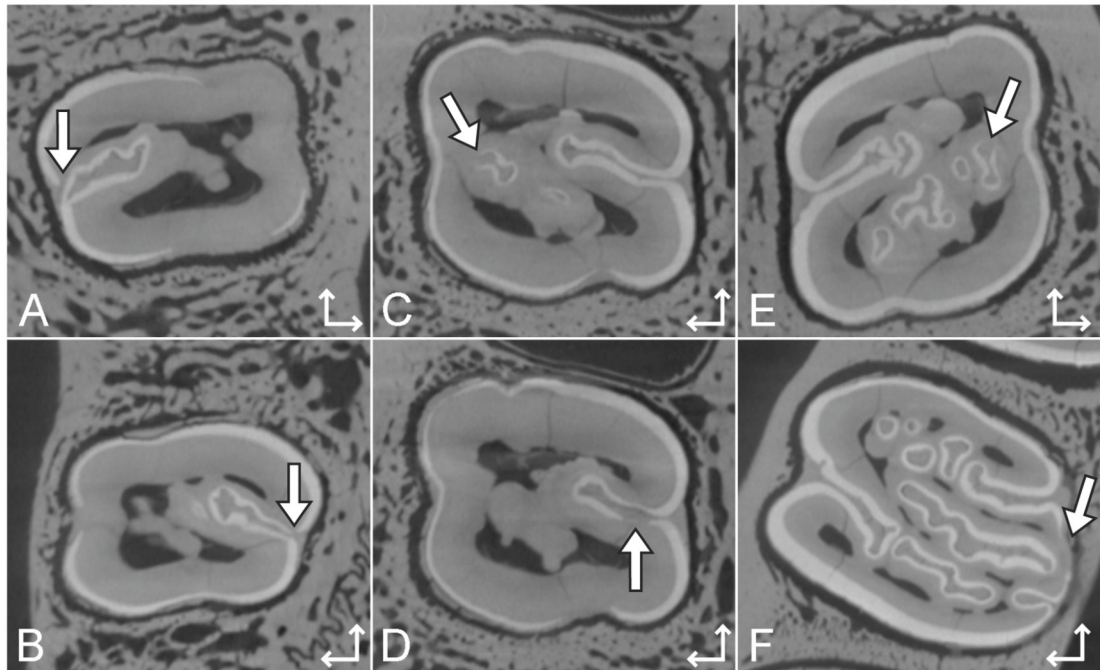
**Abb. 4-100:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils des rechten m1 in distaler Ansicht. Der Pfeil markiert die Aufspaltung von Fossettid 3 (gelb hinterlegt). Im Gegensatz zu den sonst kleinen, im apikalen Bereich auftretenden Aufspaltungen entstehen hier zwei größere Elemente, die über einen längeren Zeitraum bestehen bleiben.



**Abb. 4-101:** Verstärkung der Krenulation mit zunehmender Abkauung des p4 von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber*. Links: 3D-Modell des Schmelzanteils mit der Lage der aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel entnommenen Schnittbildern. Ansicht von mesial. Rechts: Schmelzanteil der jeweiligen Schnittbilder. Von Bild A zu Bild D ist eine Zunahme der Krenulation der Flexide zu erkennen. Nicht maßstabsgetreu.

#### 4.7.2.3 Zustand der Mineralisation

Sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* lassen sich Bereiche finden, in denen der Schmelz ähnliche Grauwerte wie Zement oder Dentin aufweist (**Abb. 4-102**). Diese Bereiche sind vor allem im apikalen Bereich der Bezahnung zu finden, so zum Beispiel bei der Isolation von Flexus IV vom äußeren Schmelzband im M1 (**Abb. 4-102 A**) und M2 (**Abb. 4-102 B**), oder kurz vor dem Ende der Infundibula (**Abb. 4-102 C & D**). Allerdings gibt es auch Bereiche des äußeren Schmelzbandes, die davon betroffen sind (**Abb. 4-102 F**).



**Abb. 4-102:** Ausschnitte aus dem  $\mu$ Ct-Bilderstapel von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber*. Der Schmelzanteil ist Hellgrau dargestellt, Dentin, Zement und Knochen in dunklerem Grau. Ähnliche Grauwerte wie Dentin oder Zement im Schmelzbereich sind mit dicken Pfeilen gekennzeichnet. **A:** M1 sin; **B:** M2 dex; **C:** P4 dex; **D:** P4 dex, weiter apikal als C; **E:** P4 sin; **F:** m1 sin. Die dünnen Pfeile geben mesial (Pfeil nach oben) und buccal an.

## 4.8 *Steneofiber eseri*

### 4.8.1 Oberkiefer

Aus dem Oberkiefer von *Steneofiber eseri* lagen vier Einzelzähne vor: ein linker dP4 (STIPB-BRINKKÖTTER-21), ein linker P4 (STIPB-BRINKKÖTTER-22), ein rechter P4 (STIPB-BRINKKÖTTER-23) sowie ein rechter M1 oder M2 (STIPB-BRINKKÖTTER-24). Der dP4, der rechte P4 (STIPB-BRINKKÖTTER-23) sowie der M1/M2 liegen im angekauften Zustand vor, der linke P4 (STIPB-BRINKKÖTTER-22) ist noch unangekauft. Bis auf P4 STIPB-BRINKKÖTTER-22 besitzen alle hier untersuchten Zähne Wurzeln. Der dP4, der rechte P4 (STIPB-BRINKKÖTTER-23) sowie der M1/M2 besitzen jeweils drei Wurzeln, eine größere lingual und zwei kleinere buccal (**Abb. 4-103 C, I & L**). Die Wurzeln des dP4 zeigen die typisch gespreizte Stellung von Milchprämolarkurzeln (**Abb. 4-103 C**). Die Okklusalfäche aller untersuchten Zähne der Oberkieferbackenbezahnung weist ein ähnliches Muster auf. Fossette 1, Fossette 2 (wenn vorhanden) und Fossette 4 liegen nahezu parallel zueinander und laufen leicht geneigt von mesiobuccal nach distolingual.

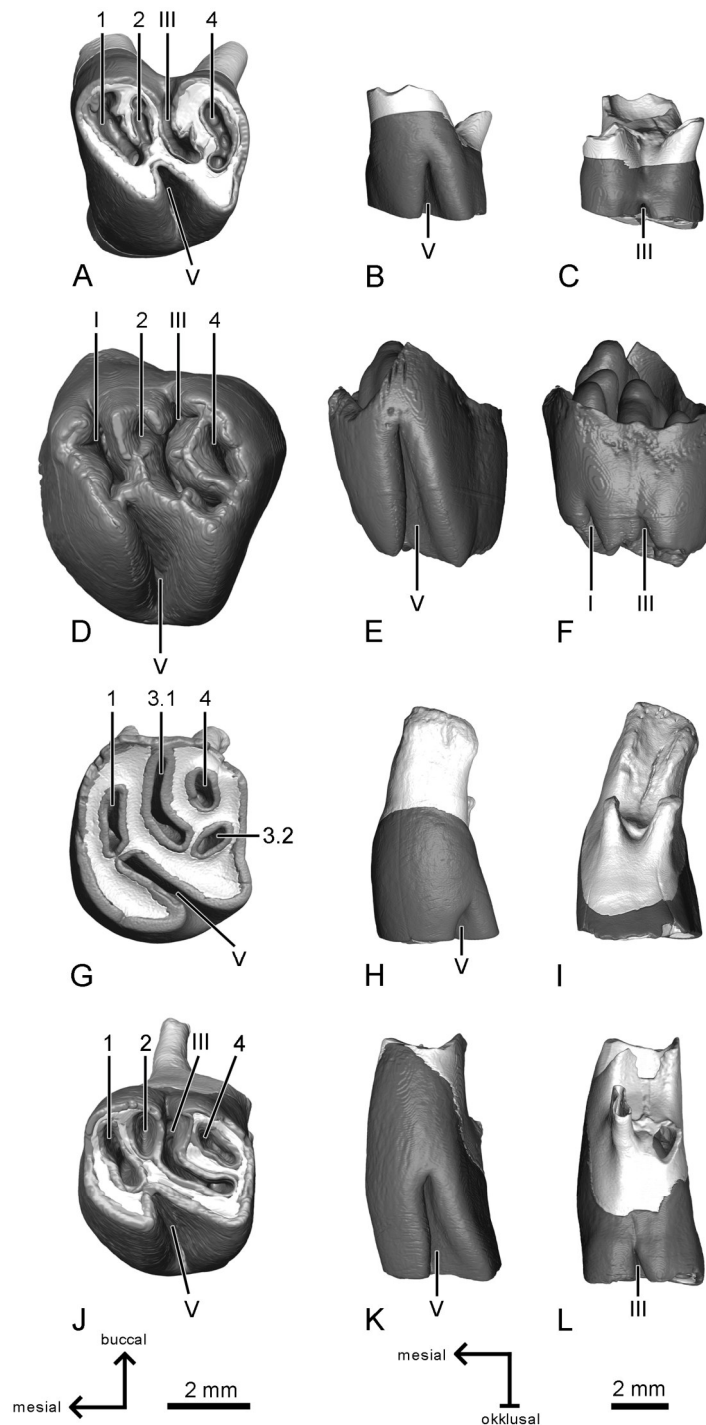


Diese Orientierung weist auch der nach lingual geöffnete Flexus V auf; er ist allerdings stärker geneigt. Das buccale Ende von Flexus V liegt direkt unterhalb von Fossette 1, so dass beide etwa in einer Linie auf der Okklusalfäche liegen. Flexus III läuft zunächst von buccal nach lingual und verläuft etwa in der Mitte des Zahns konvex nach mesial (**Abb. 4-103 A, D, G & J**).

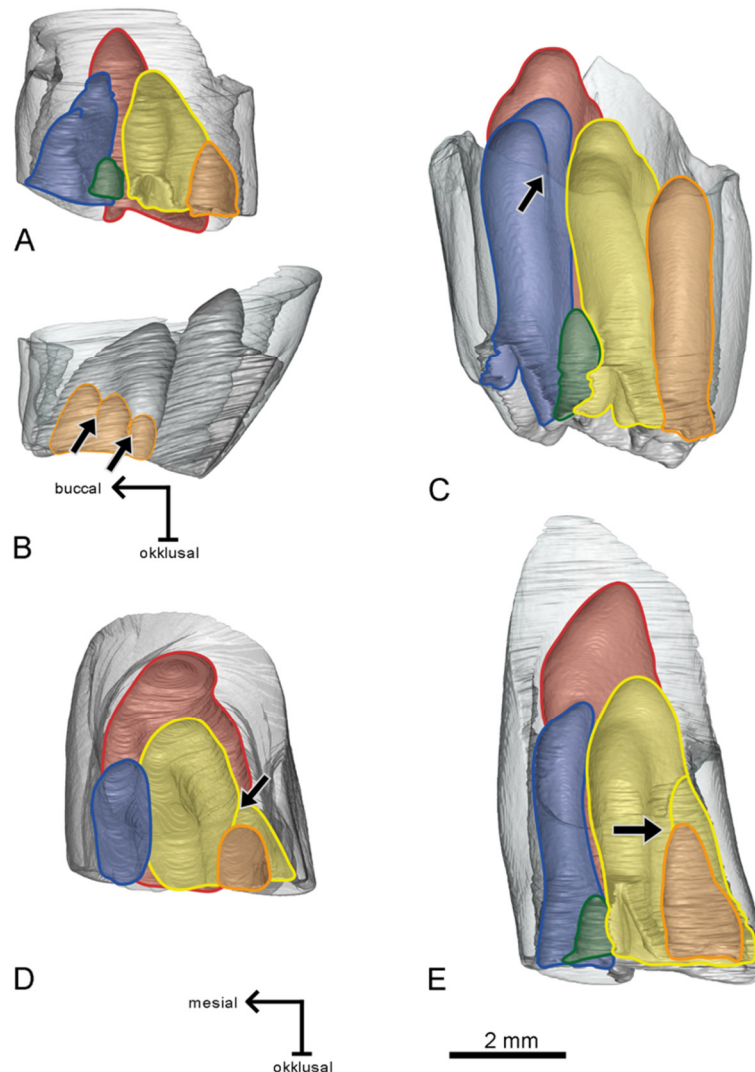
Wie für *Steneofiber* typisch liegen Fossette 1, Fossette 2 und Fossette 4 isoliert als Schmelzinseln vor (**Abb. 4-103 A, D, G & J**). Einzig bei STIPB-BRINKKÖTTER-22 weist Fossette 1 eine Verbindung nach buccal auf und besitzt auf der Zahnaußenseite eine Stria, so dass in diesem Fall von Flexus I gesprochen werden muss (**Abb. 4-103 D & F**). Mit zunehmender Abkauung wird Flexus III isoliert und bildet Fossette 3. Im P4 STIPB-BRINKKÖTTER-22 wird Flexus I auf einer Höhe wie Flexus III isoliert, so dass ab diesem Abkaustadium die ursprüngliche Fossette 1 vorliegt. Flexus V bleibt über einen längeren Zeitraum bestehen und verliert die Verbindung zum äußeren Schmelzband erst etwa nach der Hälfte (M1/M2) (**Abb. 4-103 K**) oder nach zwei Dritteln (dP4, P4 STIPB-BRINKKÖTTER-22) der Kronenhöhe (**Abb. 4-103 B & E**). Von allen Fossetten verschwindet zuerst Fossette 2 schon in einem recht frühen Abkaustadium. Im rechten P4 (STIPB-BRINKKÖTTER-23) ist sie im vorliegenden Abkaustadium nicht mehr vorhanden. Interessanterweise endet Fossette 2 in den unterschiedlichen Zahnpositionen/Individuen nicht auf der gleichen Höhe. So wird im dP4 und P4 STIPB-BRINKKÖTTER-22 Flexus III isoliert, bevor Fossette 2 verschwindet; im M1/M2 dagegen erfolgt die Isolation erst nach dem Verschwinden von Fossette 2. Mit fortschreitender Abkauung schließt sich zuerst Fossette 4, dann etwa zeitgleich Fossette 3 und Fossette 1. Auch hier variiert die Reihenfolge leicht in den unterschiedlichen Zahnpositionen (Fossette 3 und dann Fossette 1 im linken P4 (STIPB-BRINKKÖTTER-22), Fossette 1 und dann Fossette 3 im dP4 und M1/M2) (**Abb. 4-104**). Als letztes verschwindet Fossette 5. Im dP4 und linken P4 (STIPB-BRINKKÖTTER-22) ist die unterschiedliche Länge der Fossetten zwar gut zu erkennen, dies ist aber nicht so stark ausgeprägt wie beim untersuchten M1/M2.

Mit zunehmender Abkauung können sich einige Infundibula aufspalten (**Abb. 4-104**). Schon auf der Okklusalfäche des dP4 lassen sich beginnende Einschnürungen von Fossette 2 und Fossette 4 erkennen (**Abb. 4-103 A**). Dabei entstehen am buccalen Ende von Fossette 2 sowie am lingualen Ende von Fossette 4 kleinere Schmelzinseln, die mit zunehmender Abkauung fast sofort wieder verschwinden. Fossette 4 des dP4 spaltet sich sogar ein weiteres Mal auf, so dass insgesamt aus Fossette 4 drei kleinere Schmelzinseln entstehen (**Abb. 4-104 B**). Nach dem Verschwinden der ersten Aufspaltung von Fossette 4 verlängert sich Flexus III in eben die Richtung, in der die





**Abb. 4-103:** 3D-Modelle der Oberkieferbackenbezahnung von *Steneofiber eseri*. STIPB-BRINKKÖTTER-21 (dP4 dex) von **A**: okklusal (gespiegelt); **B**: lingual; **C**: buccal (gespiegelt); STIPB-BRINKKÖTTER-22 (P4 sin) von **D**: okklusal; **E**: lingual (gespiegelt); **F**: buccal; STIPB-BRINKKÖTTER-23 (P4 dex) von **G**: okklusal (gespiegelt); **H**: lingual; **I**: buccal (gespiegelt); STIPB-BRINKKÖTTER-24 (M1 oder M2 dex) von **J**: okklusal; **K**: lingual (gespiegelt); **L**: buccal. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.



**Abb. 4-104:** 3D-Rekonstruktion des Schmelzanteils der Oberkieferbackenbezahnung von *Steneofiber eseri*. **A:** STIPB-BRINKKÖTTER-21 (dP4 dex) in buccaler Ansicht (gespiegelt); **B:** STIPB-BRINKKÖTTER-21 (dP4 dex) in distaler Ansicht (gespiegelt); **C:** STIPB-BRINKKÖTTER-22 (P4 sin) in buccaler Ansicht; **D:** STIPB-BRINKKÖTTER-23 (P4 dex) in buccaler Ansicht (gespiegelt); **E:** STIPB-BRINKKÖTTER-24 (M1 oder M2 dex) in buccaler Ansicht (gespiegelt). Das äußere Schmelzband wurde transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die Infundibula sind farbig markiert. Blau: Fossette 1; Grün: Fossette 2; Gelb: Flexus III; Orange: Fossette 4; Rot: Flexus V. Die dicken Pfeile zeigen Aufspaltungen an.

erste Aufspaltung lag. Mit zunehmender Abkautung kann auch Fossette 1 aufspalten (dP4, P4 (STIPB-BRINKKÖTTER-22)), aber auch hier schließen sich beide Elemente kurz nach der Entstehung. Fossette 3 zeigt ebenfalls kleinere Aufspaltungen im distalen Bereich (P4 (STIPB-BRINKKÖTTER-22) und M1/M2). Eine Übersicht über die Aufspaltungen in der Oberkieferbackenbezahnung ist in **Tab. 4-9** zu finden.

Das äußere Schmelzband endet buccal früher als lingual, der Unterschied ist vor allem beim M1/M2 groß (**Abb. 4-103**).

**Tab. 4-9:** Übersicht über Aufspaltungen in der hier untersuchten Oberkieferbackenbezahnung von *Steneofiber eseri*. Die Ziffer gibt die Anzahl der Aufspaltung der jeweiligen Strukturen an. Der Strich steht für das Fehlen dieser Struktur. FS: Fossette; FX: Flexus.

STIPB- BRINKKÖTTER -	FS 1	FS 2	FX III	FS 4	FX V
21	1	1	0	2	0
22	1	0	1	0	0
23	0	-	1	0	0
24	0	0	1	0	0

#### 4.8.2 Unterkiefer

Aus dem Unterkiefer lagen sieben Einzelzähne vor: ein rechter dp4 (STIPB-BRINKKÖTTER-12), ein linker p4 (STIPB-BRINKKÖTTER-13), ein linker m1 oder m2 (STIPB-BRINKKÖTTER-14), ein rechter m1 oder m2 (STIPB-BRINKKÖTTER-15) sowie ein linker m3 (STIPB-BRINKKÖTTER-16) und zwei rechte m3 (STIPB-BRINKKÖTTER-17, STIPB-BRINKKÖTTER-18). STIPB-BRINKKÖTTER-12 ist fast vollständig angekauft, STIPB-BRINKKÖTTER-13 und STIPB-BRINKKÖTTER-15 liegen noch unangekauft vor (**Abb. 4-105**). STIPB-BRINKKÖTTER-14 zeigt nur im buccalen Bereich die ersten Abnutzungsspuren (**Abb. 4-105**). STIPB-BRINKKÖTTER-16, STIPB-BRINKKÖTTER-17 und STIPB-BRINKKÖTTER-18 sind ebenfalls buccal bereits angekauft, lingual noch nicht vollständig (**Abb. 4-106**). Die Wurzeln sind in den unangekauften Exemplaren noch nicht ausgebildet, zum Teil ist der apikale Bereich auch weggebrochen, so dass über die Wurzelbildung keine Aussage getroffen werden kann. In den m3 sind die Wurzeln schon ausgebildet oder gerade in Bildung; hier liegen mesial zwei kleine und distal eine große Wurzel vor (**Abb. 4-106 B, C, E, F, H & I**).

Grundsätzlich zeigen die untersuchten Exemplare ein pentalophodontes Muster (**Abb. 4-105 G & J & Abb. 4-106 A, D & G**). Einzig die p4 sind tetralophodont (**Abb. 4-105 D**). Eine Abweichung vom pentalophodonten Muster zeigt der dp4, der eine deutlich größere Anzahl als die typischen fünf Einfaltungen bzw. Inseln aufweist (**Abb. 4-105 A**). Das vorderste Fossettid ist für Fossettid 1 zu groß ausgebildet, so dass es sich hier vermutlich um Fossettid 2 handelt. Mesial lässt sich an Fossettid 2 eine kleine Ausbuchtung finden, die mit zunehmender Abkautung für kurze Zeit als isoliertes Element besteht. Hierbei könnte es sich um Fossettid 1 handeln, das mit Fossettid 2 verbunden ist. Zwischen Fossettid 2 und Flexid III ist ein kleines zusätzliches Fossettid zu finden, das eine dünne

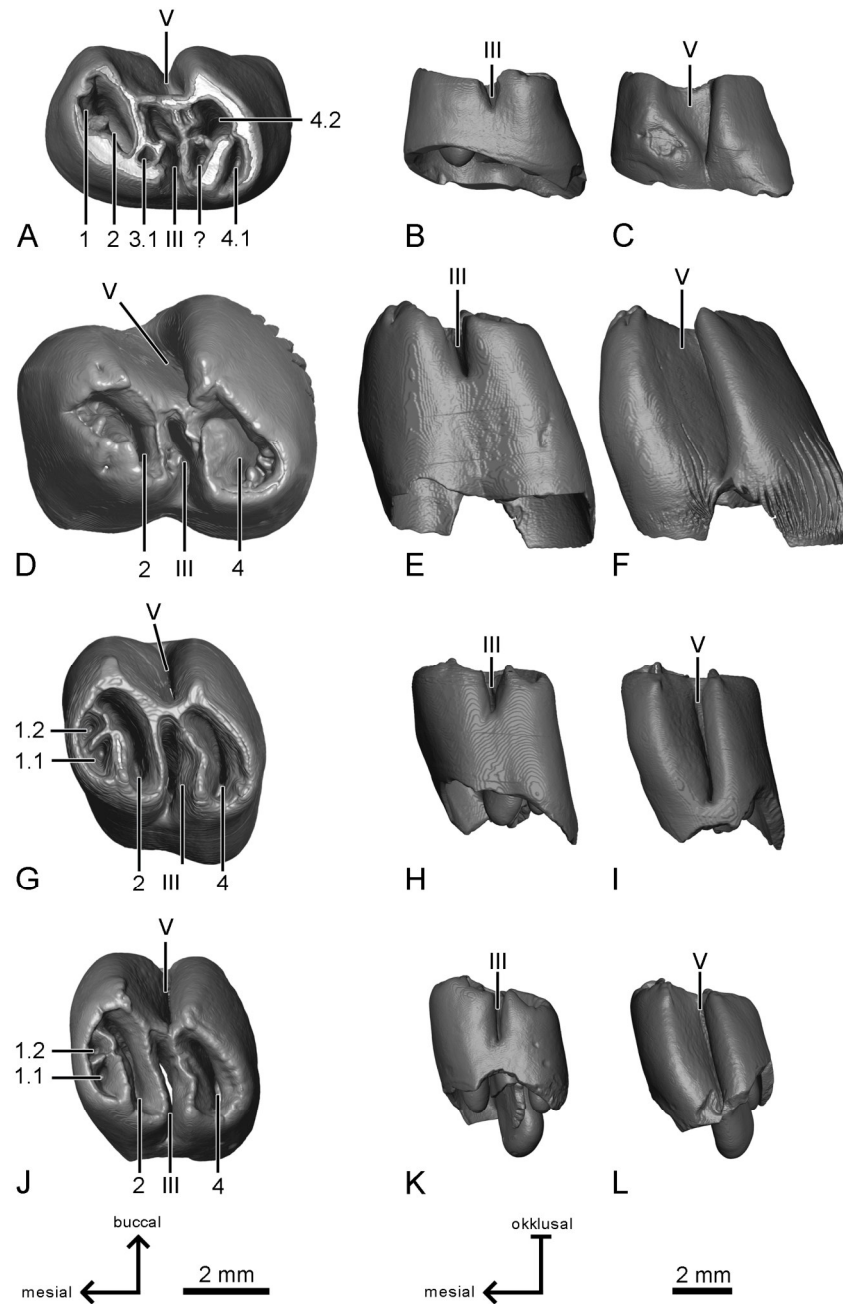
Verbindung zu Flexid III aufweist und eine Aufspaltung davon sein könnte. Zwischen Fossettid 4 und Flexid III ist ebenfalls ein zusätzliches Fossettid zu finden.

Bei den beiden Exemplaren des m1/m2 ist Fossettid 1 durch einen schmalen Grat in zwei Teile geteilt (**Abb. 4-105 G & J**). Dieses ist andeutungsweise auch bei den m3 STIPB-BRINKKÖTTER-16 und STIPB-BRINKKÖTTER-18 zu finden (**Abb. 4-106 A & G**).

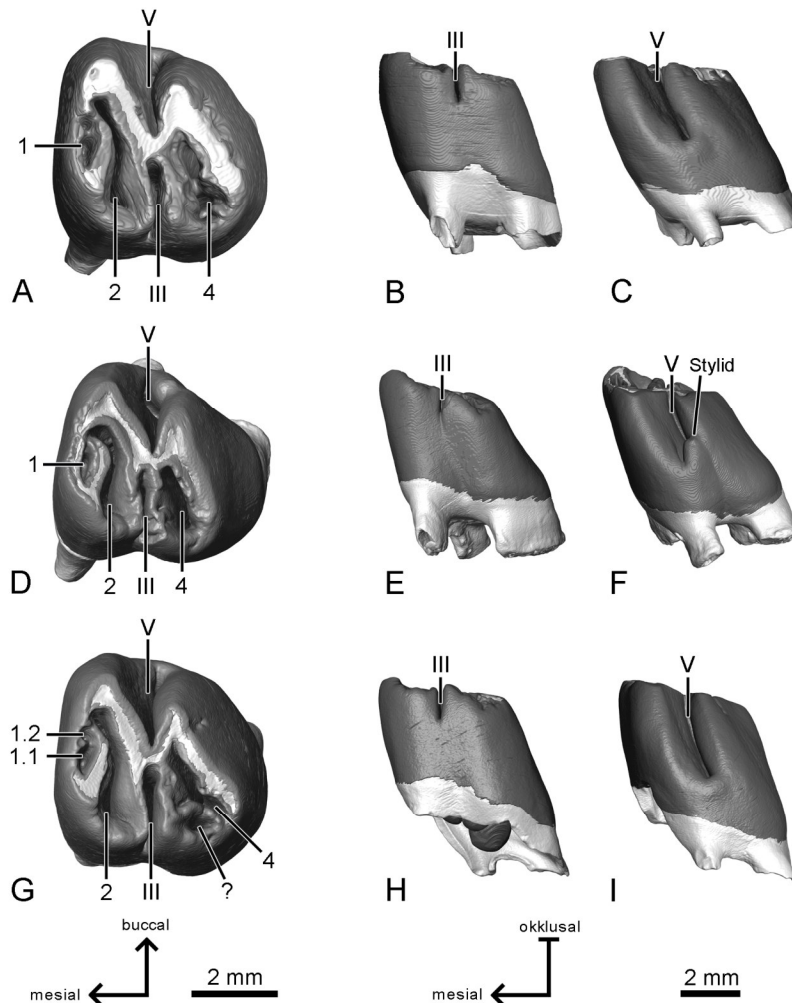
Die Flexide/Fossettide verlaufen annähernd parallel zueinander und leicht geneigt von mesiobuccal nach distolingual (**Abb. 4-105 A, D, G & J & Abb. 4-106 A, D & G**). Flexid II ist zusätzlich leicht konvex nach distal gebogen. Das linguale Ende von Flexid V befindet sich unterhalb von Flexid III. Fossettid 2 des p4 (STIPB-BRINKKÖTTER-13) zeigt eine Öffnung nach mesial, die allerdings mit zunehmender Abkauung schnell wieder verschwindet.

Mit beginnender Abkauung wird zunächst Flexid III isoliert. Flexid V dagegen bleibt über einen langen Zeitraum bestehen, das dazugehörige Striid ist etwa über zwei Drittel der Kronenhöhe vorhanden (**Abb. 4-105 C, F, I & L & Abb. 4-106 C, F & I**). Beim Exemplar m3 STIPB-BRINKKÖTTER-17 ist ein kleines Styloid am Ende des Striids von Flexid V ausgebildet, dies ist bei keinem der anderen Exemplare vorhanden (**Abb. 4-106 F**). Beim dp4 schließen sich zuerst das abgespaltene Element von Fossettid 3, das zusätzliche Element zwischen Flexid III und Fossettid 4, sowie das linguale Element von Fossettid 4 (Fossettid 4.1) (**Abb. 4-107 A**). Alle drei Elemente enden etwa auf der gleichen Höhe, in der auch Flexid III von dem äußeren Schmelzband abgespalten wird.

Fossettid 1, falls vorhanden, schließt sich als erstes schon in einem recht frühen Abkaustadium. Es ist maximal über ein Viertel der gesamten Zahnhöhe vorhanden und endet kurz vor (STIPB-BRINKKÖTTER-16 & STIPB-BRINKKÖTTER-18) oder nach (STIPB-BRINKKÖTTER-14, STIPB-BRINKKÖTTER-15 & STIPB-BRINKKÖTTER-17) der Isolation von Flexid III von dem äußeren Schmelzband (**Abb. 4-107**). Bei einer Aufspaltung von Fossettid 1 schließt sich zunächst das buccale (Fossettid 1.2), danach das linguale Element (Fossettid 1.1) (**Abb. 4-108 B, C, D & F**). Bei einer Aufspaltung von Fossettid 4 wie in STIPB-BRINKKÖTTER-12, STIPB-BRINKKÖTTER-16 und möglicherweise in STIPB-BRINKKÖTTER-18 endet das linguale Element von Fossettid 4 (Fossettid 4.1) deutlich vor dem buccalen Element (**Abb. 4-108 A & E**). Die übrigen Infundibula enden erst später etwa auf einer Höhe mit dem äußeren Schmelzband. Die Reihenfolge, in der sich die Infundibula schließen, ist variabel (**Abb. 4-107**). Im dp4 STIPB-BRINKKÖTTER-12 enden Flexid V und Flexid III etwa auf einer Höhe, etwas später dann Fossettid 2 und Fossettid 4.2, ebenfalls auf einer Höhe. Im p4 STIPB-BRINKKÖTTER-13 endet zuerst Fossettid 2,



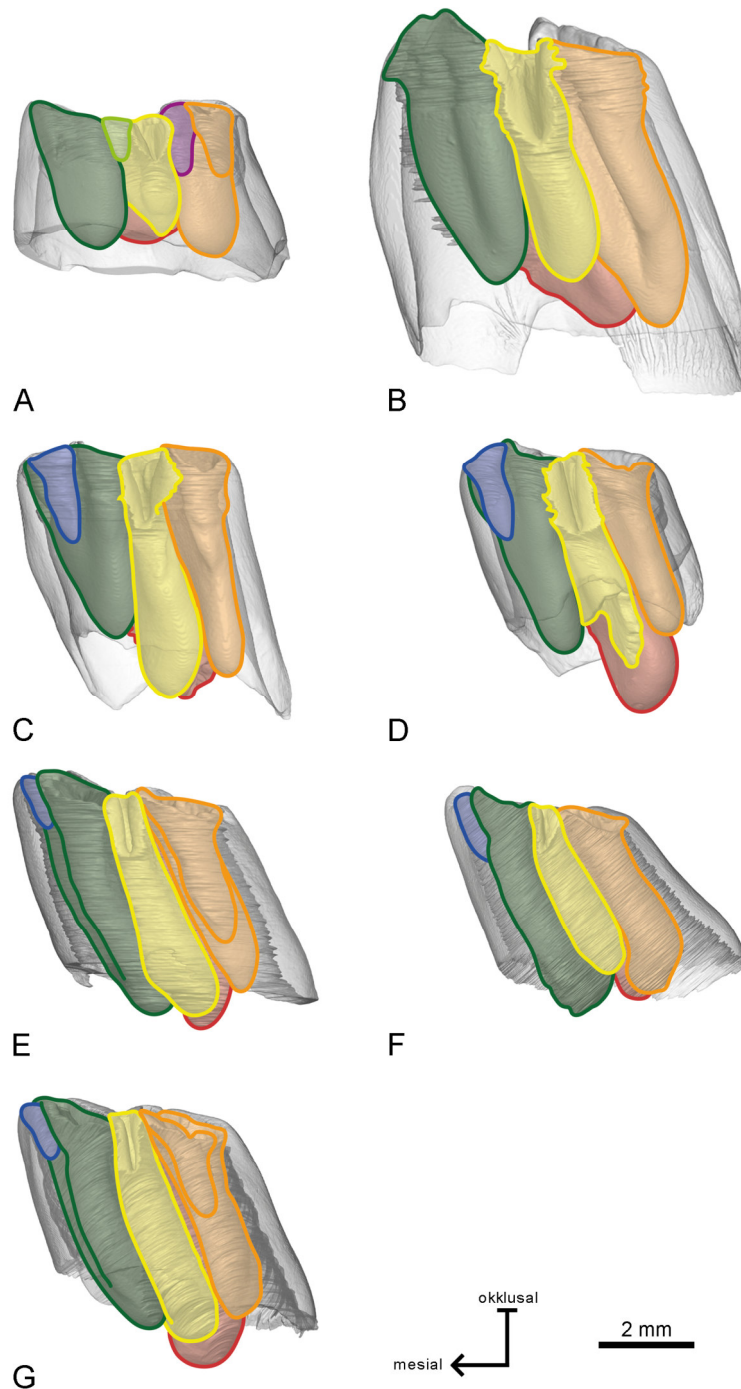
**Abb. 4-105:** 3D-Modelle der Unterkieferbackenbezahnung von *Steneofiber eseri*. STIPB-BRINKKÖTTER-12 (dp4 dex) von **A**: okklusal; **B**: lingual; **C**: buccal (gespiegelt); STIPB-BRINKKÖTTER-13 (p4 sin) von **D**: okklusal (gespiegelt); **E**: lingual (gespiegelt); **F**: buccal; STIPB-BRINKKÖTTER-14 (m1 oder m2 sin) von **G**: okklusal (gespiegelt); **H**: lingual (gespiegelt); **I**: buccal; STIPB-BRINKKÖTTER-15 (m1 oder m2 dex) von **J**: okklusal; **K**: lingual; **L**: buccal (gespiegelt). ?: zusätzliches Fossettid. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.



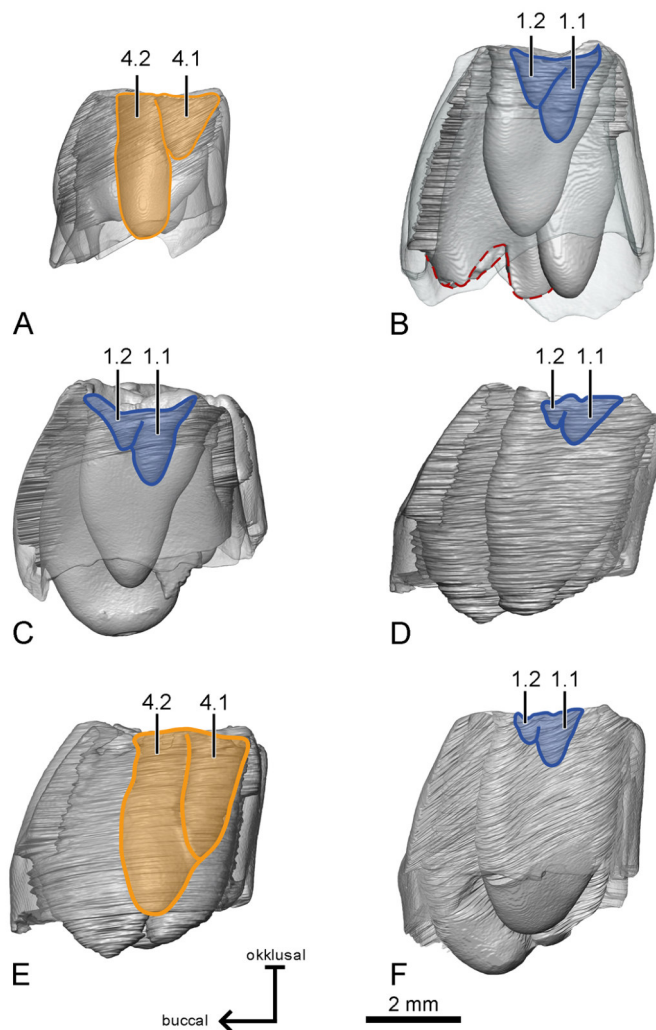
**Abb. 4-106:** 3D-Modelle der Unterkieferbackenbezeichnung von *Steneofiber eseri*, Fortsetzung von **Abb. 4-105**. STIPB-BRINKKÖTTER-16 (m3 sin) von **A**: okklusal (gespiegelt); **B**: lingual (gespiegelt); **C**: buccal; STIPB-BRINKKÖTTER-17 (m3 dex) von **D**: okklusal; **E**: lingual; **F**: buccal (gespiegelt); STIPB-BRINKKÖTTER-18 (m3 dex) von **G**: okklusal; **H**: lingual; **I**: buccal (gespiegelt). ?: zusätzliches Fossettid, mögliche Aufspaltung von Fossettid 4. Dunkelgrau: Schmelz; Hellgrau: Dentin.

dann Flexid III, Flexid V und als letztes Fossettid 4. Beim m1/m2 STIPB-BRINKKÖTTER-14 schließt sich zuerst Flexid II, dann Fossettid 4, Flexid III und als letztes Flexid V. Beim anderen m1/m2 STIPB-BRINKKÖTTER-15 endet zuerst Fossettid 4 und dann Fossettid 2. Da der apikale Bereich von Flexid III weggebrochen ist, kann nichts zu dem genauen Endpunkt von Flexid III gesagt werden, es scheint sich aber vor Flexid V zu schließen. Die m3 STIPB-BRINKKÖTTER-16 und STIPB-BRINKKÖTTER-18 zeigen die gleiche Reihenfolge: hier endet zuerst Fossettid 4, dann Fossettid 2, Flexid III und zuletzt Flexid V. Am m3 STIPB-BRINKKÖTTER-17 endet zuerst Flexid III, gefolgt von Flexid II, Fossettid 4 und Flexid V etwa auf einer Höhe. Wie im Oberkiefer kann es auch in der Unterkieferbackenbezeichnung zu Aufspaltungen von Fossettiden kommen. Wie oben





**Abb. 4-107:** 3D-Rekonstruktion der Infundibula der unteren Backenzähne von *Steneofiber eseri* in lingualer Ansicht. **A:** STIPB-BRINKKÖTTER-12 (dp4 dex); **B:** STIPB-BRINKKÖTTER-13 (p4 sin) (gespiegelt); **C:** STIPB-BRINKKÖTTER-14 (m1 oder m2 sin) (gespiegelt); **D:** STIPB-BRINKKÖTTER-15 (m1 oder m2 dex); **E:** STIPB-BRINKKÖTTER-16 (m3 sin) (gespiegelt); **F:** STIPB-BRINKKÖTTER-17 (m3 dex); **G:** STIPB-BRINKKÖTTER-18 (m3 dex). Das äußere Schmelzband ist transparent dargestellt, um einen Einblick in die internen Strukturen zu erhalten. Die Infundibula sind farbig hinterlegt. Blau: Fossettid 1; Grün: Fossettid 2; Hellgrün: mögliche Aufspaltung von Flexid III; Gelb: Flexid III; Lila: zusätzliches Fossettid; Orange: Fossettid 4; Rot: Flexid V.



**Abb. 4-108:** Aufspaltungen von Fossettoid 1 (blau) und Fossettoid 4 (orange) in **A:** STIPB-BRINKKÖTTER-12 (dp4 dex) (gespiegelt); **B:** STIPB-BRINKKÖTTER-14 (m1 oder m2 sin) (gespiegelt); **C:** STIPB-BRINKKÖTTER-15 (m1 oder m2 dex); **D & E:** STIPB-BRINKKÖTTER-16 (linker m3); **F:** STIPB-BRINKKÖTTER-18 (m3 dex). A & E von distal, B-D & F von mesial. Die rot gestrichelte Linie zeigt die Bruchkante von Flexid V.

erwähnt liegen in den wenig bis gar nicht angekauften m1/m2 STIPB-BRINKKÖTTER-14 und STIPB-BRINKKÖTTER-15 und dem m3 STIPB-BRINKKÖTTER-18 zwei Fossettide anstelle von Fossettoid 1 vor (**Abb. 4-105 G & J & Abb. 4-106 G**). Auch der nur leicht angekaute dp4 zeigt eine deutlich größere Anzahl an Fossettiden (**Abb. 4-105 A**). Diese zusätzlichen Fossettide verschwinden allerdings schnell wieder mit zunehmender Abkautung, so dass in späteren Abkaustadien die Bezahnung ein für *Steneofiber* typisches pentalophodontes Muster zeigt. Weitere Aufspaltungen lassen sich noch an Fossettoid 4 der m3 STIPB-BRINKKÖTTER-16 und STIPB-BRINKKÖTTER-18 finden. Bei STIPB-BRINKKÖTTER-16 sind die entstandenen Schmelzinseln etwa gleich groß und



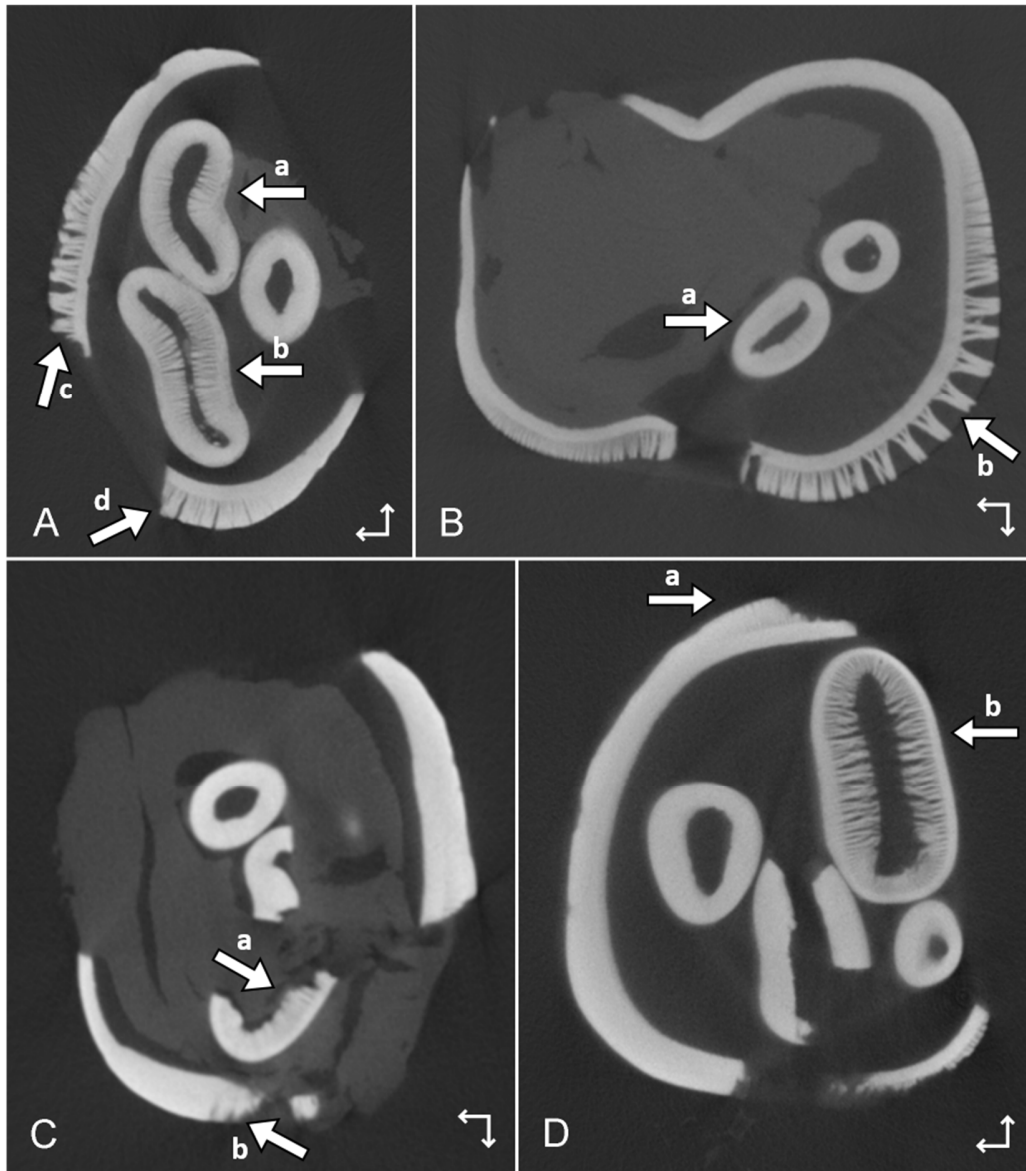
bleiben über einen längeren Zeitraum erhalten, während das abgespaltene Element bei STIPB-BRINKKÖTTER-18 nur sehr klein ist und recht schnell wieder verschwindet. **Tab. 4-10** zeigt die Häufigkeit der Aufspaltung der verschiedenen Strukturen in der Unterkieferbackenbezahnung von *Steneofiber eseri*. Das äußere Schmelzband endet lingual etwas früher als buccal (**Abb. 4-107**).

**Tab. 4-10:** Übersicht über die Aufspaltungen der Strukturen in der unteren Backenbezahnung von *Steneofiber eseri*. Die Ziffer gibt die Anzahl der Aufspaltung der jeweiligen Struktur an. fd: Flexid; fsd: Fossettid. Striche stehen für fehlende Strukturen, '+' für zusätzliche Fossettide. <sup>1</sup>: Fossettid 1 und Fossettid 2 sind verbunden.

STIPB- BRINKKÖTTER -	fsd 1	fsd 2	fd III	fsd 4	fd V	+
12	0 <sup>1</sup>		1	1	0	0
13	-	0	0	0	0	-
14	1	0	0	0	0	-
15	1	0	0	0	0	-
16	1	0	0	1	0	-
17	0	0	0	0	0	-
18	1	0	0	1	0	-

#### 4.8.3 Zustand der Mineralisation

Der Schmelz des P4 STIPB-BRINKKÖTTER-22 ist stellenweise noch nicht vollständig mineralisiert. Dies ist durch das fransige Aussehen im apikalen Bereich des äußeren Schmelzbandes zu erkennen (**Abb. 4-109 A**). Auch die Infundibula sind noch nicht alle vollständig mineralisiert (**Abb. 4-109 A**), obwohl sie nach apikal schon geschlossen sind. Auch bei der Unterkieferbackenbezahnung ist der Schmelzanteil ist noch nicht bei allen Exemplaren vollständig mineralisiert. So zeigt das äußere Schmelzband sowie Flexid V der unangekaut vorliegenden Exemplare STIPB-BRINKKÖTTER-13 und STIPB-BRINKKÖTTER-15 im apikalen Bereich noch Anzeichen für eine unvollständige Mineralisation (**Abb. 4-109 B & D**). STIPB-BRINKKÖTTER-14 zeigt nur im buccalen Bereich erste Abnutzungsspuren, das äußere Schmelzband ist noch nicht vollständig mineralisiert (**Abb. 4-109 C**). Zusätzlich ist auch die Mineralisation des Schmelzanteils von Flexid V noch nicht vollständig abgeschlossen (**Abb. 4-109 C**). Dieses Exemplar war offensichtlich schon eruptiert und in Benutzung, obwohl die Mineralisation in den internen Bereichen noch nicht vollständig abgeschlossen war. STIPB-BRINKKÖTTER-16, STIPB-BRINKKÖTTER-17 und STIPB-BRINKKÖTTER-18 sind ebenfalls buccal bereits angekaut,

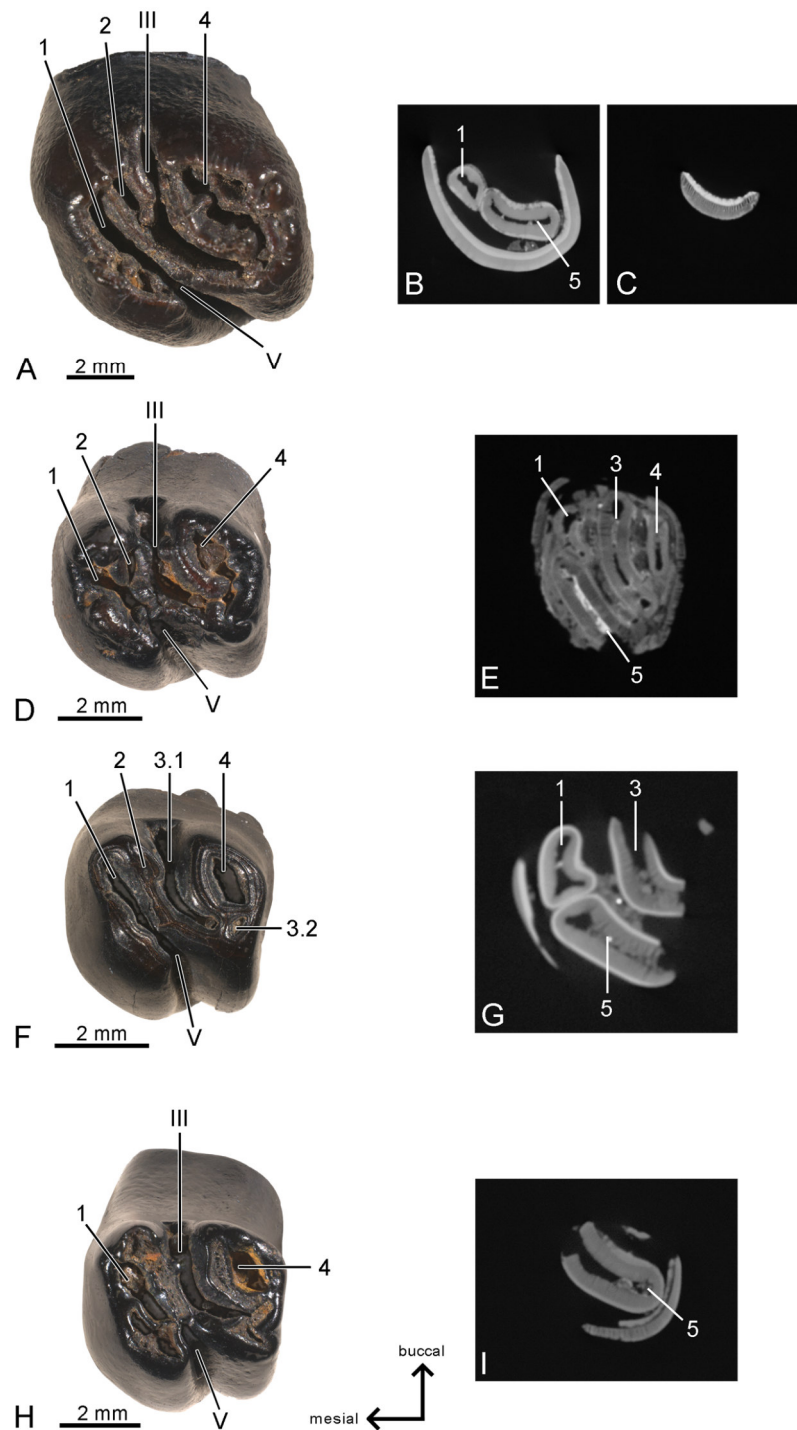


**Abb. 4-109:** Ausschnitte aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel im apikalen Bereich von **A:** STIPB-BRINKKÖTTER-22 (P4 sin); **B:** STIPB-BRINKKÖTTER-13 (p4 sin); **C:** STIPB-BRINKKÖTTER-14 (m1 oder m2 sin); **D:** STIPB-BRINKKÖTTER-15 (m1 oder m2 dex). Die dicken Pfeile zeigen Bereiche an, in denen der Schmelz noch nicht vollständig mineralisiert ist. Die dünnen Pfeile geben mesial (Pfeil nach links) und buccal an.

lingual noch nicht vollständig. Die Mineralisation des Schmelzes ist in diesen Exemplaren vollständig abgeschlossen.

#### 4.9 *Steneofiber depereti*

Von *Steneofiber depereti* wurden zehn unangekaute bis möglichst wenig abgenutzte Einzelzähne untersucht. Im Fokus stand hierbei nicht die reine Morphologie, die der von *Steneofiber eseri* sehr ähnlich ist, sondern der Zustand der Mineralisation. Aufgrund der Diagenese und des Erhaltungszustands konnte bei einigen Exemplaren wenig über die Mineralisation ausgesagt werden. Der noch unangekaute M1 oder M2 STIPB-HaH-6384 zeigt im apikalen Bereich noch keine vollständige Mineralisation. Dies betrifft sowohl das äußere Schmelzband als auch die innen liegenden Infundibula (**Abb. 4-110 E**). Bei dem ebenfalls im unangekauften Zustand vorliegenden P4 STIPB-HaH-5080 scheint die Mineralisation über den größten Teil abgeschlossen zu sein (**Abb. 4-110 B**). Nur im apikalen Bereich ist das äußere Schmelzband noch nicht vollständig mineralisiert (**Abb. 4-110 C**). Der M1 oder M2 STIPB-HaH-5086, der in einem sehr frühen Stadium der Abkautung vorliegt, zeigt dagegen unvollständig mineralisierten Schmelz in Fossette 3 und Fossette 5 (**Abb. 4-110 G**). Fossette 1 scheint dagegen bereits vollständig mineralisiert zu sein. Der M1 oder M2 STIPB-HaH-6385 zeigt möglicherweise ebenfalls die ersten Abnutzungsspuren auf der Okklusalfäche. Auch hier ist das äußere Schmelzband sowie Fossette 5 noch nicht vollständig mineralisiert (**Abb. 4-110 I**).



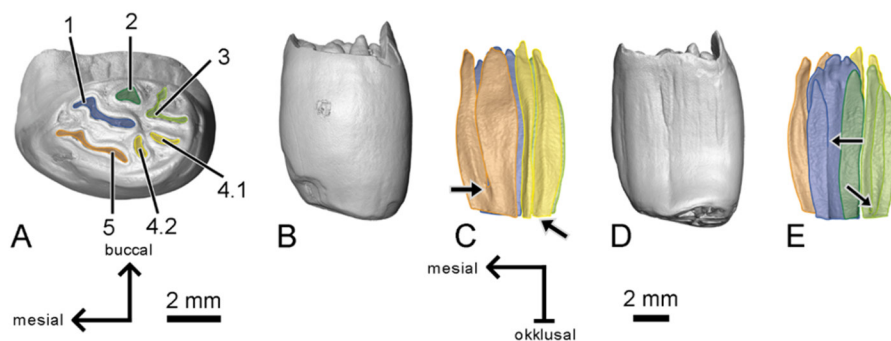
**Abb. 4-110:** Übersicht über einige der untersuchten Exemplare von *Steneofiber depereti* jeweils als Fotografie in Okklusallansicht (A, D, F & H) und Ausschnitte aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel (B, C, E, G & I). **A, B & C:** STIPB-HaH-5080 P4 sin; **D & E:** STIPB-HaH-6384 M1 oder M2 sin; **F & G:** STIPB-HaH-5086 M1 oder M2 sin; **H & I:** STIPB-HaH-6385 M1 oder M2 sin.

#### 4.10 *Mylagaulus elassos*

##### 4.10.1 Oberkiefer

Der rechte P4 (UF 24194) von *Mylagaulus elassos* ist angekaut und es liegen Fossette 1 bis 5 vor, wobei Fossette 4 in zwei Elemente aufgespalten ist (Fossette 4.1 und Fossette 4.2). Fossette 1 und Fossette 5 sind länglich ausgebildet und distolingual-mesiobuccal orientiert. Fossette 2 ist eher klein und oval. Fossette 3 und Fossette 4 weisen eine v-förmige Struktur auf, wobei die beiden Schenkel von Fossette 4 als je eigenständiges Element vorliegen (Fossette 4.1 und Fossette 4.2) (**Abb. 4-111**).

Die Wurzel scheint noch nicht ausgebildet zu sein, wobei apikal der linguale Bereich weggebrochen ist, so dass nicht genau gesagt werden kann, in wie weit die Wurzel schon ausgebildet und später weggebrochen ist (**Abb. 4-111 B & D**). Die Infundibula sind apikal vollständig geschlossen (**Abb. 4-111 C & E**). Neben der schon vorliegenden Aufspaltung von Fossette 4 kommt es sehr früh mit fortschreitender Abkautung zu einer Aufspaltung von Fossette 3, bei der sich die beiden Schenkel trennen (**Abb. 4-111 E**). Etwas später erfolgt die Aufspaltung von Fossette 5 (**Abb. 4-111 C**), ebenso spaltet sich Fossette 1 auf (**Abb. 4-111 E**). Alle Aufspaltungen führen zu recht großen, eigenständigen Elementen, die über einen Großteil der Zahnhöhe bestehen bleiben. Einzig bei der Aufspaltung von Fossette 1 entsteht ein etwas kleineres Element (etwa 1/3 der ursprünglichen Größe, bei den anderen sind beide entstandenen Elemente etwa gleich groß) und dieses endet auch früher als die anderen Infundibula (**Abb. 4-111 E**). Neben dieser deutlichen Aufspaltung lassen sich am apikalen Ende von Fossette 1 kleine



**Abb. 4-111:** 3D-Modelle von UF 24194 *Mylagaulus elassos* (P4 dex) sowie der Fossetten (C & E) von **A:** okklusal (gespiegelt); **B & C:** lingual; **D & E:** buccal (gespiegelt). Die Fossetten sind farbig markiert. Blau: Fossette 1; Dunkelgrün: Fossette 2; Hellgrün: Fossette 3; Gelb: Fossette 4; Orange: Fossette 5. Die Pfeile zeigen Aufspaltungen von Elementen.

**Tab. 4-11:** Übersicht über die Aufspaltung der Infundibula in dem Oberkieferprämolaren von *Mylagaulus elassos*. Die Ziffern geben die Anzahl der Aufspaltung der jeweiligen Struktur an. FS: Fossette.

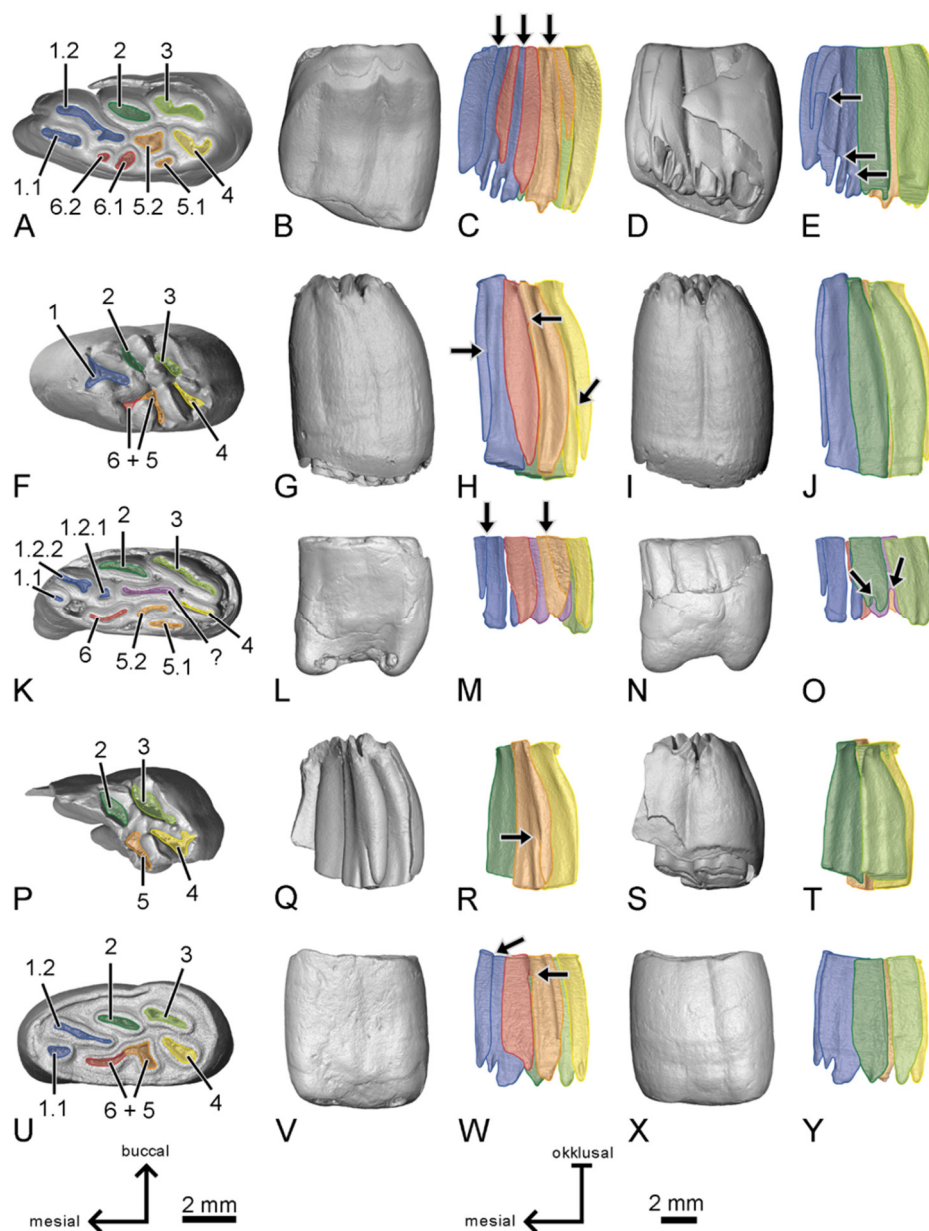
UF	FS 1	FS 2	FS 3	FS 4	FS 5
24194	1	0	1	1	1

Aufspaltungen finden, die allerdings fast sofort wieder verschwinden (**Abb. 4-111 E**). Die Aufspaltungen sind in **Tab. 4-11** zusammengefasst. Außer dem mesialen Element von Fossette 1 enden alle Infundibula auf einer Höhe (**Abb. 4-111 C & E**).

#### 4.10.2 Unterkiefer

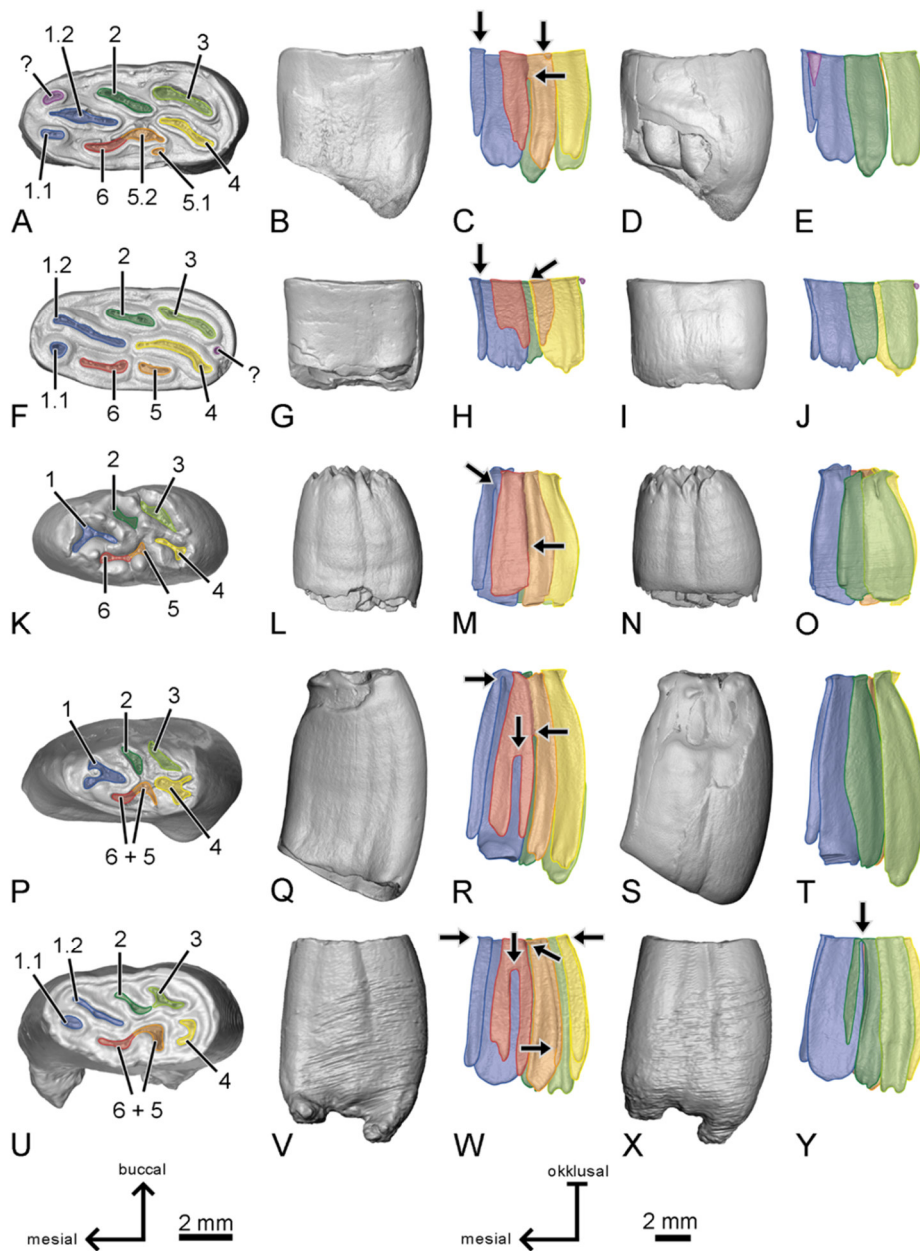
Die meisten der hier untersuchten p4 von *Mylagaulus elassos* sind angekaut, nur drei liegen im unangekauften Zustand vor (UF 24186, UF 24188 & UF 24193) (**Abb. 4-112 F & P & Abb. 4-113 K**), ein weiteres Exemplar zeigt erst beginnende Abnutzungsspuren (UF 24297) (**Abb. 4-113 P**). Von UF 24188 ist nur noch der distale Teil erhalten mit den Fossettiden 2 bis 5 (**Abb. 4-112 P**).

Generell weisen die p4 von *Mylagaulus elassos* sechs Fossettide auf. Fossettide 5 und Fossettide 6 sind miteinander verbunden und trennen sich erst mit fortgeschrittener Abkautung. Die Fossettide weisen einen schrägen Verlauf über die Okklusalfäche von distolingual nach mesiobuccal auf (**Abb. 4-112 & Abb. 4-113**, jeweils **A, F, K, P & U**). Durch Aufspaltung der einzelnen Fossettide kann die Gesamtanzahl der Fossettide erhöht werden, so dass die Anzahl von durchschnittlich sechs (z.B. UF 24186) bis zu zehn (z.B. UF 32050) variieren kann. Von Fossettide 1 spaltet sich bei allen Exemplaren das lingual gelegene Fossettide 1.1 ab (**Abb. 4-112 & Abb. 4-113**, jeweils **A, F, K, P & U**). Die Aufspaltung erfolgt schon in einem frühen Stadium der Abkautung, so dass die ursprüngliche y-Form von Fossettide 1 nur in wenig bis gar nicht angekauften Prämolaren zu finden ist (UF 24186, UF 24193 und UF 24297). Auch Fossettide 1.2 kann sich bei einigen Exemplaren (UF 24185, UF 24187 und UF 24190) weiter aufspalten (**Abb. 4-112 C, E, K & Y**). So findet sich bei UF 24190 in einem weit apikal gelegenen Bereich anterior vor Fossettide 1.2 ein weiteres Fossettide. Bei UF 24187 liegen durchgehend zwei Fossettide vor. Bei dem Exemplar UF 24185 spaltet sich Fossettide 1.2 sogar in vier kleinere Fossettide auf (**Abb. 4-112 C & E**). Das distal zu Fossettide 1 gelegene Fossettide 2 spaltet sich ebenfalls in zwei Exemplaren auf (UF 24187 und UF 32050). Bei UF 32050 weist Fossettide 2.1 zusätzlich eine Verbindung zu dem weiter distal gelegenen Fossettide



**Abb. 4-112:** 3D-Modelle der Bezahnung sowie der Fossettide (C, E, H, J, M, O, R, T, W & Y) der unteren p4 von *Mylagaulus ellassos*. UF 24185 (sin) von **A**: okklusal (gespiegelt); **B & C**: lingual (gespiegelt); **D & E**: buccal; UF 24186 (sin) von **F**: okklusal (gespiegelt); **G & H**: lingual (gespiegelt); **I & J**: buccal; UF 24187 (sin) von **K**: okklusal (gespiegelt); **L & M**: lingual (gespiegelt); **N & O**: buccal; UF 24188 (sin) von **P**: okklusal (gespiegelt); **Q & R**: lingual (gespiegelt); **S & T**: buccal; 24190 (dex) von **U**: okklusal; **V & W**: lingual; **X & Y**: buccal (gespiegelt). Die verschiedenen Fossettide sind farbig hinterlegt. Blau: Fossettide 1; Dunkelgrün: Fossettide 2; Hellgrün: Fossettide 3; Gelb: Fossettide 4; Orange: Fossettide 5; Rot: Fossettide 6; Lila: zusätzliches Fossettide unbekannter Herkunft (?). Die Pfeile zeigen Aufspaltungen von Strukturen an.





**Abb. 4-113:** 3D-Modelle der Bezahnung sowie der Fossettide (C, E, H, J, M, O, R, T, W & Y) der unteren p4 von *Mylagaulus elassos*. UF 24191 (dex) von **A**: okklusal; **B & C**: lingual; **D & E**: buccal (gespiegelt); UF 24192 (dex) von **F**: okklusal; **G & H**: lingual; **I & J**: buccal (gespiegelt); UF 24193 (dex) von **K**: okklusal; **L & M**: lingual; **N & O**: buccal (gespiegelt); UF 24297 (sin) von **P**: okklusal (gespiegelt); **Q & R**: lingual (gespiegelt); **S & T**: buccal; UF 32050 (dex) von **U**: okklusal; **V & W**: lingual; **X & Y**: buccal (gespiegelt). Die verschiedenen Fossettide sind farbig hinterlegt. Blau: Fossettid 1; Dunkelgrün: Fossettid 2; Hellgrün: Fossettid 3; Gelb: Fossettid 4; Orange: Fossettid 5; Rot: Fossettid 6; Lila: zusätzliches Fossettid unbekannter Herkunft (?). Die Pfeile zeigen Aufspaltungen von Strukturen an.

3 auf (**Abb. 4-113 U**). Das Exemplar UF 24186 zeigt eine Trennung von Fossettid 4 in annähernd gleich große Fossettide. Bei UF 24185 spaltet sich Fossettid 4 in einem weit



apikal gelegenen Bereich in zwei kleinere Fossettide auf, die sich allerdings kurz darauf schließen (**Abb. 4-112 H**). Auch bei UF 32050 spaltet sich Fossettid 4 weiter auf (**Abb. 4-113 W**). Fossettid 5 und Fossettid 6 sind zu Beginn miteinander verschmolzen und trennen sich über den weiteren Verlauf des Prämolaren. Dabei erfolgt die Trennung nicht zu einem festgesetzten Zeitpunkt bzw. einer bestimmten Höhe des Zahns, sondern ist bei den verschiedenen Exemplaren unterschiedlich. So liegen z.B. UF 24186 und UF 24193 beide noch im unangekauften Zustand vor, die Trennung von Fossettid 5 und Fossettid 6 erfolgt allerdings auf unterschiedlicher Höhe (**Abb. 4-112 H & Abb. 4-113 M**). Sowohl Fossettid 5 als auch Fossettid 6 können sich im weiteren Verlauf erneut aufspalten. Bei drei Exemplaren (UF 24185, UF 24297 und UF 32050) gabelt sich Fossettid 6 in zwei Fossettide (**Abb. 4-112 A & C & Abb. 4-113 R & W**). Eine Aufspaltung von Fossettid 5 lässt sich bei fünf Exemplaren (UF 24185, UF 24187, UF 24188, UF 24191 und UF 32050) finden (**Abb. 4-112 A, C, K, M & R & Abb. 4-113 A, C & W**). Einzig Fossettid 3 weist bei keinem der hier untersuchten Exemplare Aufspaltungen in weitere Fossettide auf. Nur in UF 32050 bilden sich ganz apikal kleine Elemente, die allerdings sofort wieder verschwinden.

Eine Übersicht über sämtliche Aufspaltungen der Infundibula ist **Tab. 4-12** zu entnehmen. Aufgrund des fortgeschrittenen Abkaustadiums einiger Exemplare kann nicht bei jedem Exemplar die Aufspaltung eines Fossettid verfolgt werden. So liegen bei UF 24185 an der Position sowohl von Fossettid 5 als auch Fossettid 6 jeweils zwei Fossettide vor, die aufgrund ihrer Lage als Teile von Fossettid 5 bzw. Fossettid 6 bestimmt werden können.

**Tab. 4-12:** Übersicht über die Aufspaltungen der verschiedenen Infundibula in den Unterkieferprämolaren von *Mylogaulus elassos*. Die Ziffern geben jeweils die Anzahl der Aufspaltungen an. fsd: Fossettid; +: zusätzliches Infundibulum; ?: Anzahl der Aufspaltungen ist nicht bekannt, da die Struktur entweder fehlt oder nach apikal noch nicht geschlossen ist; -: Struktur ist nicht vorhanden; \*: eher Einschnürung als Aufspaltung.

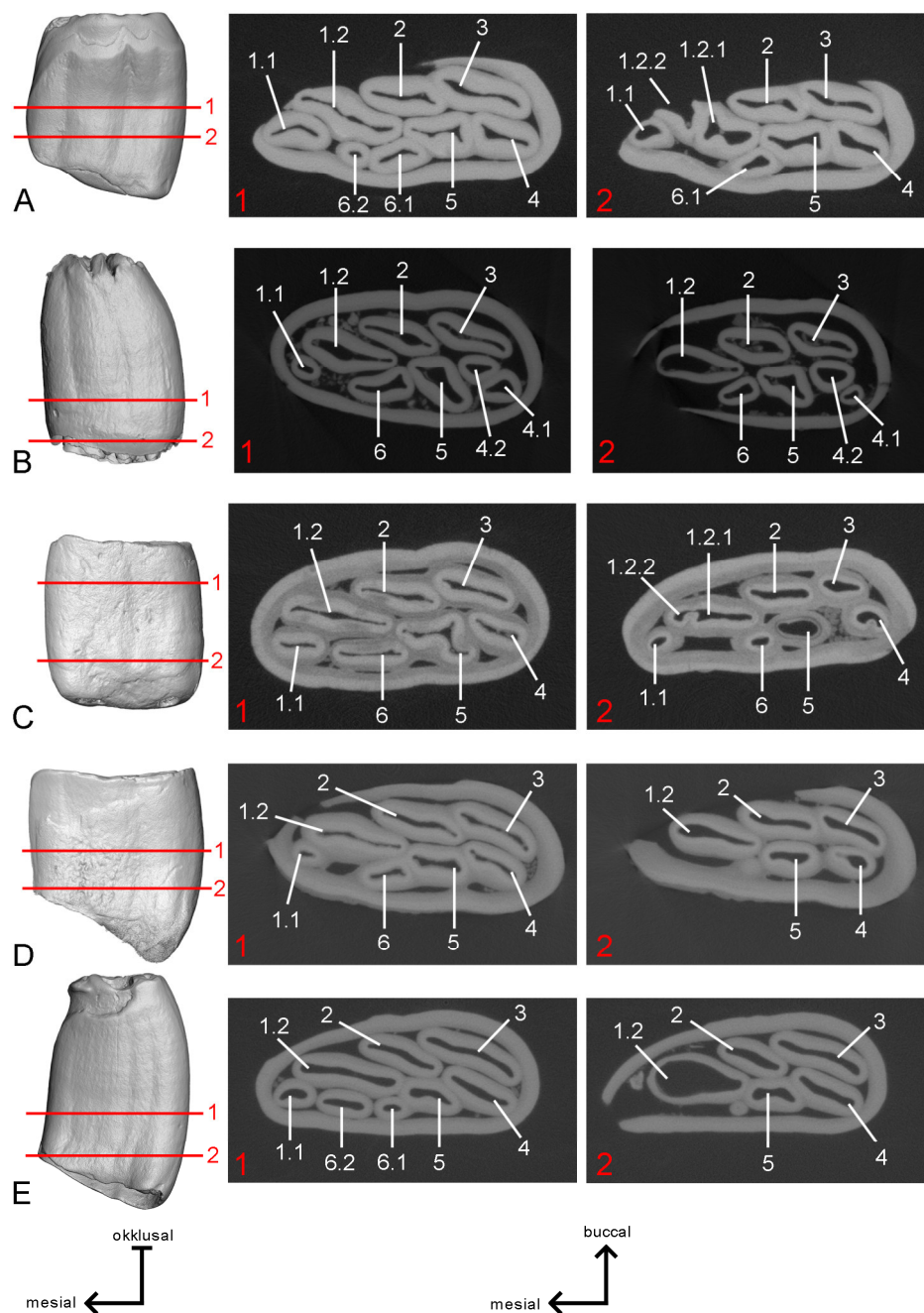
UF	fsd 1.1	fsd 1.2	fsd 2	fsd 3	fsd 4	fsd 5	fsd 6	+
24185	0	3	0	0	1	1	1	-
24186	0	0-?	0-?	0-?	1	0-?	0	-
24187	0	1	1	0	0	0	1	1
24188	?	?	0-?	0-?	0-?	1	?	-
24190	0	1	0	0	0	0	0	-
24191	0	0	0	0	0	1?	0	0
24192	0	0	0	0	0	0	0	0
24193	0-?	0-?	0-?	0-?	0-?	0-?	0-?	-
24297	0	0	0	0	0	0	1	-
32050	0	0	1	1*	1	1	1	-

Auch bei UF 32050 sind sowohl an der Position von Fossettid 2 als auch von Fossettid 4 zwei Fossettide vorhanden. Die Bestimmung der Fossettide erfolgte aufgrund ihrer Lage und Position zueinander und der Annahme, dass eher eine Trennung eines Fossettid in zwei oder die Aufspaltung eines kleineren Fossettid vom ursprünglichen erfolgte als eine Neubildung.

Nicht zuzuordnende Fossettide treten bei den Exemplaren UF 24187, UF 24191 und UF 24192 auf (**Abb. 4-112 K & Abb. 4-113 A & F**). Bei UF 24191 liegt buccal von Fossettid 1 ein weiteres, kleines Fossettid vor, das recht schnell über den Verlauf des Zahns verschwindet. Etwas Ähnliches lässt sich bei UF 24192 distal zu Fossettid 4 gelegen finden. UF 24187 weist gleich mehrere nicht eindeutig einzuordnende Fossettide auf. So existiert distal von Fossettid 1 ein weiteres Fossettid, dass auf eine Trennung von Fossettid 1 zurückzuführen sein könnte. Hinter diesem Fossettid befindet sich ein weiteres Fossettid, dass sich im weiteren Verlauf in zwei Fossettide aufspaltet. Dieses Fossettid scheint eine Neubildung und nicht durch Aufspaltung entstanden zu sein. Damit steigt die Anzahl an Fossettiden bei UF 24187 von mindestens sieben auf zehn an. Ebenfalls zehn Fossettide zeigt nur noch UF 32050, das als einziges Exemplar neben UF 24187 eine Trennung von Fossettid 2 aufweist. Des Weiteren zeigt UF 32050 eine Aufspaltung von Fossettid 4, die ebenfalls nur noch bei einem weiteren Exemplar zu finden ist (UF 24186).

Über den Verlauf des Zahns scheint die Länge und Breite jeder der Fossettide durchgehend annähernd gleich zu bleiben. Die Fossettide sind meist schmal und lang gestreckt, mit Ausnahme von Fossettid 5, das in einigen Exemplaren (UF 24186, UF 24190, UF 24193, UF 24297 und UF 32050) zumindest im koronalen Bereich eine hakenförmige Gestalt aufweist (**Abb. 4-112 F & U & Abb. 4-113 P & U**). Des Weiteren ist Fossettid 1.1 eher kleiner und oval ausgebildet. Eine Änderung der Form ist überwiegend erst im apikalen Bereich zu finden, hier nimmt die mesiodistale Ausdehnung ab, bevor die Infundibula sich schließen. In einigen Exemplaren kommt es zusätzlich im apikalen Bereich zu einer Erweiterung einiger Infundibula in buccolinguale Richtung (z.B. UF 24185, UF 24186, UF 24190, UF 24191, UF 24297) (**Abb. 4-114**).

Fossettid 1.1 ist das erste Fossettid, dass sich nach apikal hin schließt. Das nächste Fossettid, dass sich schließt, ist Fossettid 6. Allerdings kann in einzelnen Individuen Fossettid 1.1 sich erst nach Fossettid 6 schließen (z.B. UF 24192 oder UF 24297). Die Reihenfolge, in der die übrigen Fossettide sich schließen, variiert je nach Individuum, im Großen und Ganzen enden die Fossettide aber auf einer Höhe (**Abb. 4-112 & Abb. 4-113** jeweils **C, E, H, J, M, O, R, T, W & Y**). Dabei kann der distal gelegene Bereich weiter



**Abb. 4-114:** Ausschnitte aus dem  $\mu$ CT-Bilderstapel von *Mylogaulus elassos* und ihre Lage im 3D-Modell. Die zweite Schnittebene zeigt jeweils die Erweiterung zumindest eines Fossettids im apikalen Bereich. **A:** UF 24185; **B:** UF 24186; **C:** UF 24190; **D:** UF 24191; **E:** UF 24297. Zusätzlich zu der Erweiterung der Fossettide sind in UF 24190 (C) Grauwertänderungen zu sehen. Diese treten stellenweise auf, Fossettids 5 zeigt sogar eine Grauwertänderung des gesamten Umfangs des Fossettids im apikalen Bereich (C Bild 2). Nicht maßstabsgetreu.

nach apikal reichen als der mesial gelegene. Vor allem bei Fossettid 6 ist dies deutlich ausgeprägt. Auch bei den Fossettiden, die sich auf einer Höhe schließen, kann das Ende unregelmäßig ausgeprägt sein, so dass sich eine Tropfenform bildet.

Wie weit das äußere Schmelzband über die Infundibula hinausreicht, kann aufgrund des fehlenden Kontrasts zwischen Schmelz und Dentin in den  $\mu$ CT-Daten nicht gesagt werden.

Bei mindestens fünf Exemplaren ist die Wurzel bereits ausgebildet, bei den Exemplaren UF 24186, UF 24188, UF 24193 und UF 24297 ist die Zahnbildung noch nicht vollständig abgeschlossen. Bei den übrigen p4 ist der apikale Bereich weggebrochen, so dass die Wurzeln, wenn ausgebildet, nicht mehr vorhanden sind. Der Zustand der Okklusalfäche deutet aber auf eine Ausbildung der Wurzeln hin. Es sind zwei nur sehr kleine Wurzeln vorhanden, eine mesial und eine distal (**Abb. 4-112 L & N & Abb. 4-113 V & X**).

#### 4.10.3 Zustand der Mineralisation

Bei UF 24190 lassen sich über die gesamte Höhe des Zahns stellenweise Grauwertänderungen finden, in denen der Schmelz Grauwerte des Dentins zeigt (**Abb. 4-114 C**). Die Unterschiede sind nicht klar gegeneinander abgetrennt, sondern gehen fließend ineinander über. Einzig im apikalen Bereich weist das komplette Schmelzband von Fossettid 5 einen anderen Grauwert auf, der zum Teil sogar geringer ist als der des Dentins (**Abb. 4-114 C**). Weitere Grauwertänderungen sind, möglicherweise aufgrund der diagenetischen Veränderung von Schmelz und Dentin, nur schwer zu finden. Dies betrifft auch die Exemplare, die bisher noch nicht vollständig mineralisiert sind. Auch das typische fransige Erscheinungsbild unvollständig mineralisierten Schmelzes im apikalen Bereich ist bei den hier untersuchten Exemplaren nur ansatzweise zu finden.

Grauwertänderungen im Bereich des Dentins sind bei UF 24188 zu finden, dieses Exemplar zeigt auch den besten Kontrast zwischen Schmelz und Dentin.

## 5 Funktionelle Strukturdichte

Mit zunehmender Abkautung ist in allen untersuchten Arten eine Abnahme der funktionellen Strukturdichte zu erkennen. Dabei können zwei Kategorien unterschieden werden. Zum einen nimmt die funktionelle Strukturdichte mit zunehmender Abkautung kontinuierlich ab. Dies ist bei ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* (**Abb. 5-3 & Abb. 5-4**), STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* (**Abb. 5-5 & Abb. 5-6**), STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* (**Abb. 5-11 & Abb. 5-12**), ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* (**Abb. 5-13 & Abb. 5-14**), STIPB M 1137 *Hystrix cristata* in der Oberkieferbackenbezahnung (**Abb. 5-15**) und ZMH 7515 *Hystrix indica* (**Abb. 5-17 & Abb. 5-18**) zu erkennen. Zum anderen bleibt die funktionelle Strukturdichte über einen Großteil der Abkautung annähernd gleich und fällt erst in den letzten Abkaustadien stark ab. Dies ist bei ZMH 3572 *Cuniculus paca* (**Abb. 5-1 & Abb. 5-2**), beiden Exemplaren von *Myocastor coypus* (**Abb. 5-7 bis Abb. 5-10**), STIPB M 1137 *Hystrix cristata* in der Unterkieferbackenbezahnung (**Abb. 5-16**), bei beiden Arten von *Castor* (**Abb. 5-19 & Abb. 5-20**) und bei *Mylagaulus elassos* (**Abb. 5-22**) der Fall. STIPB M 1137 *Hystrix cristata* zeigt beide Varianten. In der Oberkieferbackenbezahnung nimmt die funktionelle Strukturdichte mit zunehmender Abkautung kontinuierlich ab, in der Unterkieferbackenbezahnung dagegen bleibt sie über einen Großteil der Abkautung annähernd konstant und fällt erst in den letzten Schnittebenen ab (**Abb. 5-15 & Abb. 5-16**).

Bei einigen Zahnpositionen ist ein Anstieg der funktionellen Strukturdichte in den ersten Schnittebenen zu erkennen. Dies ist besonders häufig in den P4/p4 und M3/m3 zu finden und betrifft Zahnpositionen, die in unangekauem Zustand vorlagen, wie etwa der p4 von ZMH 3572 *Cuniculus paca* (**Abb. 5-2**), der M2/m2 von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* (**Abb. 5-7 & Abb. 5-8**) oder der M3/m3 von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* (**Abb. 5-15 & Abb. 5-16**).

Weitere Anstiege der funktionellen Strukturdichte sind etwa im M1 und m2 von ZMH 3572 *Cuniculus paca* (**Abb. 5-1 & Abb. 5-2**), im M2/m2 von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* (**Abb. 5-3 & Abb. 5-4**), im M1 von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* (**Abb. 5-7**), dem dp4 und m2 von STIPB M 1122 *Myocastor coypus* (**Abb. 5-10**) und dem M2 von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* (**Abb. 5-15**) zu finden.

Die meisten Arten zeigen in den einzelnen Backenzahnpositionen des Ober- oder Unterkiefers bei vergleichbarem Abkaustadium ähnliche Werte für die funktionelle

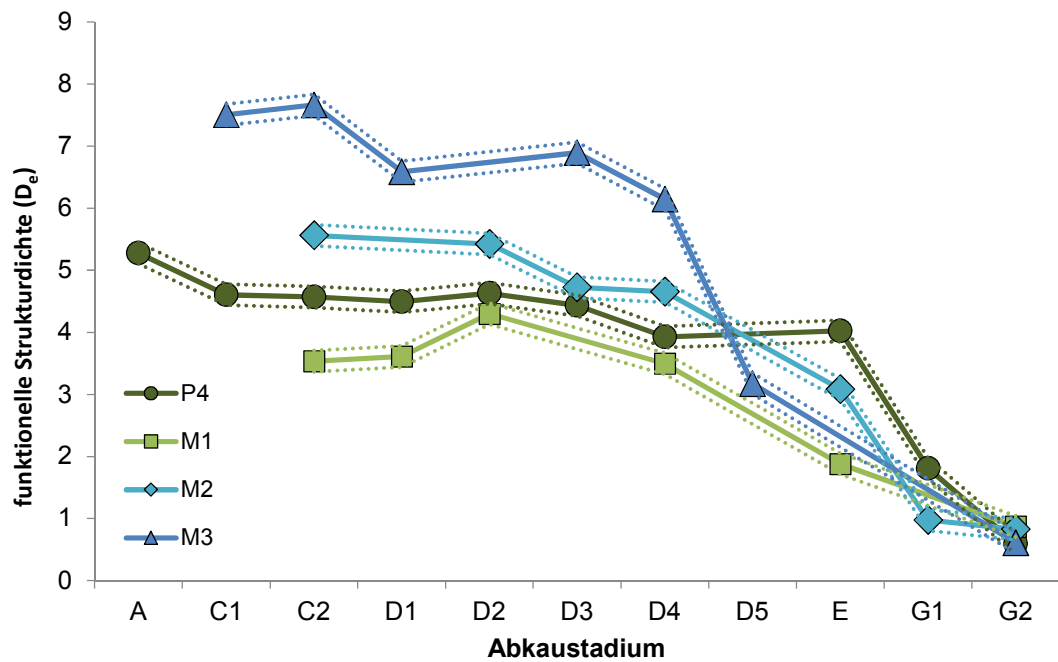
Strukturdichte, die um den Wert 1 variieren. Dabei scheint der M1/m1 tendenziell etwas höhere Werte aufzuweisen als der M2/m2, und der wiederum etwas höhere Werte als der M3/m3. Dies ist z.B. in der Oberkieferbackenbezahnung von beiden Arten von *Dasyprocta* (**Abb. 5-3** bis **Abb. 5-6**), ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* (**Abb. 5-13**), STIPB M 1137 *Hystrix cristata* (**Abb. 5-15**) und beiden Arten von *Castor* zu finden (**Abb. 5-19**). Dies ist auch in der Unterkieferbackenbezahnung von beiden Exemplaren von *Myocastor coypus* (**Abb. 5-8 & Abb. 5-10**) und STIPB M 1137 *Hystrix cristata* (**Abb. 5-16**) zu finden. Mit zunehmender Abkautung kann dies allerdings variieren, vor allem bei Arten, bei denen die funktionelle Strukturdichte in den einzelnen Zahnpositionen sehr ähnlich ist. Tendenziell scheint der M3/m3 aber die niedrigsten Werte aufzuweisen. Der (d)P4/(d)p4 kann je nach Art mal hohe oder mal niedrige Werte aufweisen.

Zum Teil sind aber auch sehr unterschiedliche Werte für die funktionelle Strukturdichte zu finden, so z.B. in der Oberkieferbackenbezahnung von ZMH 3572 *Cuniculus paca* (**Abb. 5-1**) oder bei ZMH 1128 *Erethizon dorsatum* (**Abb. 5-11**). Bei ZMH 3572 *Cuniculus paca* ist es vor allem der M3, der deutlich höhere Werte als die drei anderen Zahnpositionen aufweist.

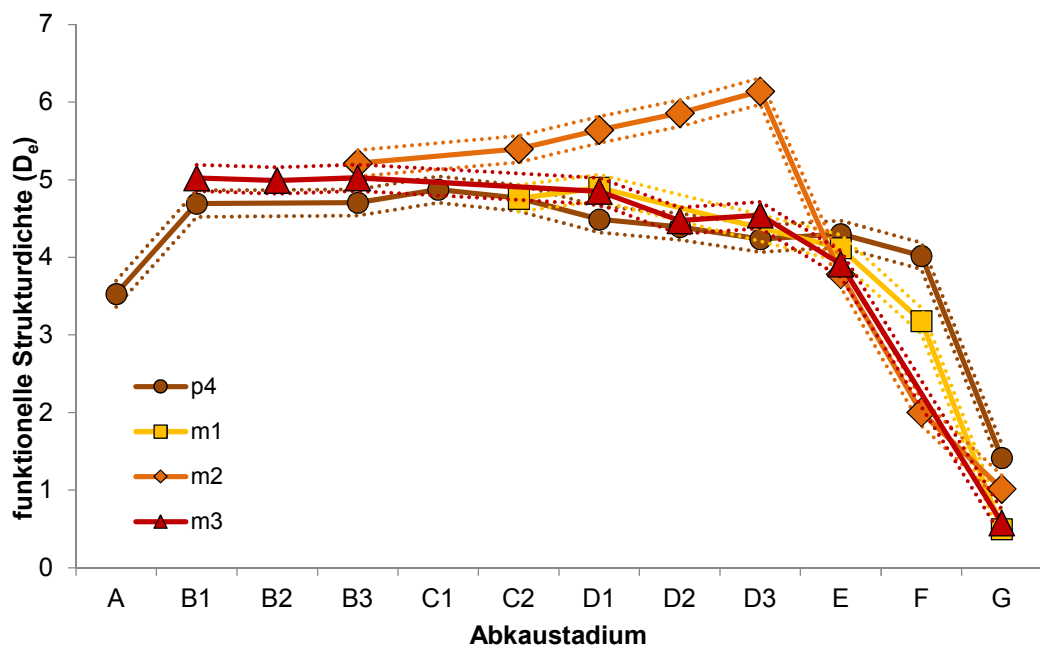
Sehr variabel ist die funktionelle Strukturdichte auch in dem untersuchten Material von *Mylagaulus elassos*, obwohl es sich bei den untersuchten Zahnpositionen ausschließlich um p4 handelt.

In der Regel scheint die funktionelle Strukturdichte bei den meisten Arten in den ersten vorliegenden Schnittebenen in einem Bereich von etwa 5-6 zu liegen, in einigen Arten auch bis etwa 7. Die höchsten Werte für die funktionelle Strukturdichte zeigt die Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum*, bei der die Werte bis 8,4 hochgehen und *Mylagaulus elassos* mit einem Bereich von 6-10 (**Anhang B CD-ROM Tab. B 39, Tab. B 88 bis Tab. B 97**). Ebenfalls hohe Werte im Bereich von 6-7 sind bei beiden Arten von *Castor* zu finden (**Anhang B CD-ROM Tab. B 72 bis Tab. B 87**). Besonders niedrige Werte sind bei ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* zu finden, hier liegen sie nur in einem Bereich von 3-4 (**Anhang B CD-ROM Tab. B 45 bis Tab. B 52**). Die Ergebnisse der funktionellen Strukturdichte sind in **Abb. 5-1** bis **Abb. 5-22** zu finden. Sämtliche Messwerte sowie die Ergebnisse für die funktionelle Strukturdichte sind auf CD-ROM im **Anhang B** aufgelistet. In **Tab. A 5** bis **Tab. A 16** ist die Korrelation der einzelnen Schnittebenen zueinander dargestellt.

## Funktionelle Strukturdichte

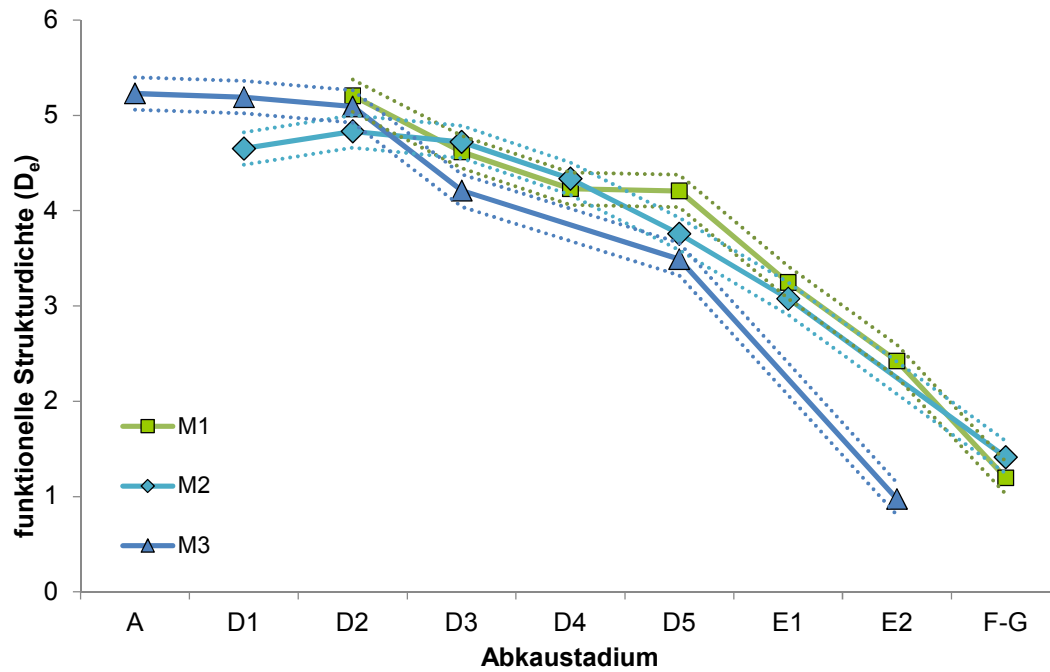


**Abb. 5-1:** Funktionelle Strukturdichte ( $D_e$ ) der oberen Backenbeziehung von ZMH 3572 *Cuniculus paca* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

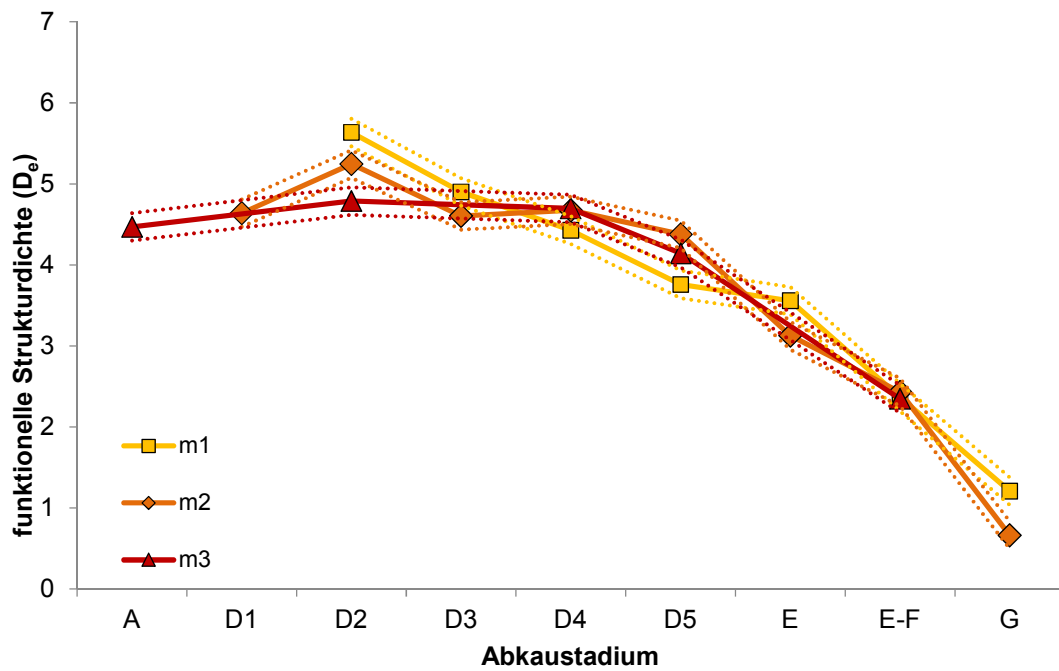


**Abb. 5-2:** Funktionelle Strukturdichte ( $D_e$ ) der Unterkieferbackenbeziehung von ZMH 3572 *Cuniculus paca* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

## Funktionelle Strukturdichte

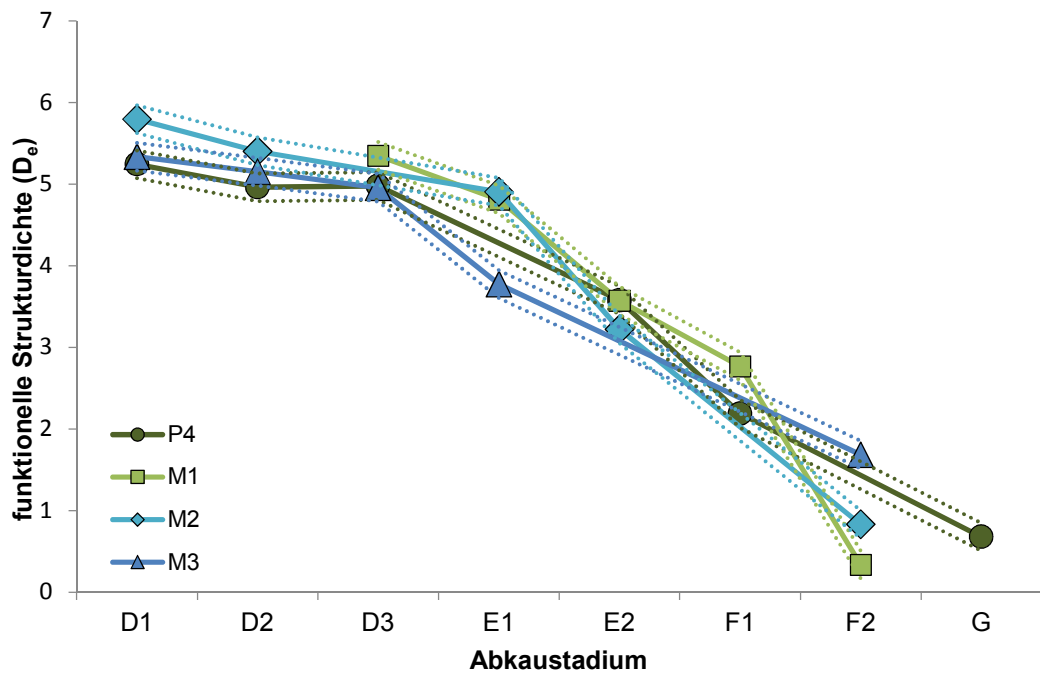


**Abb. 5-3:** Funktionelle Strukturdichte (D<sub>e</sub>) der drei Oberkiefermolaren von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

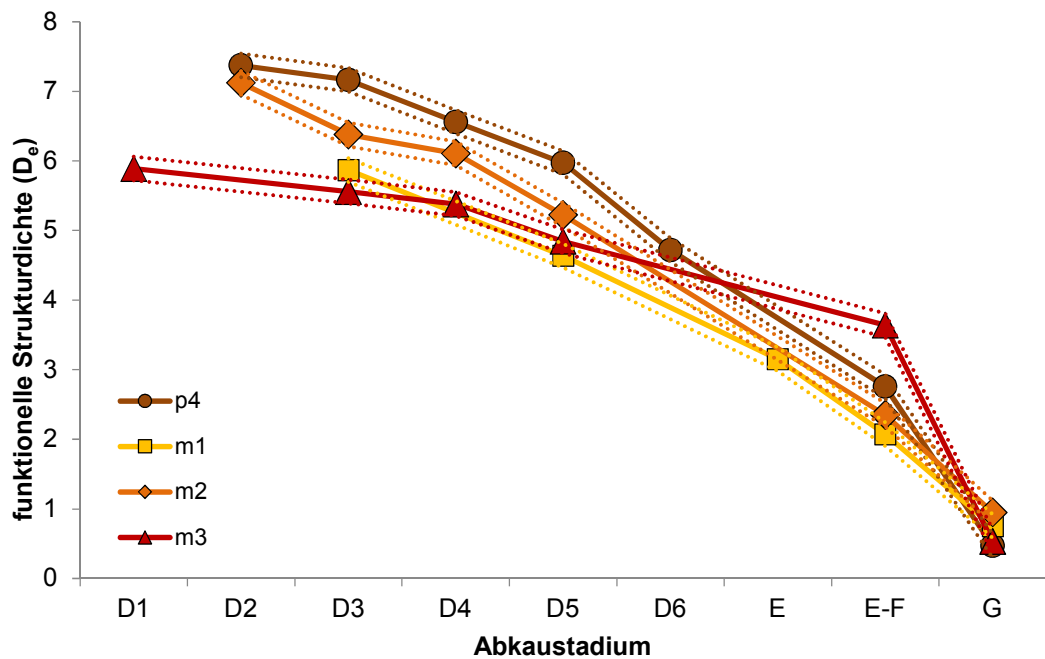


**Abb. 5-4:** Funktionelle Strukturdichte (D<sub>e</sub>) der drei Unterkiefermolaren von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.



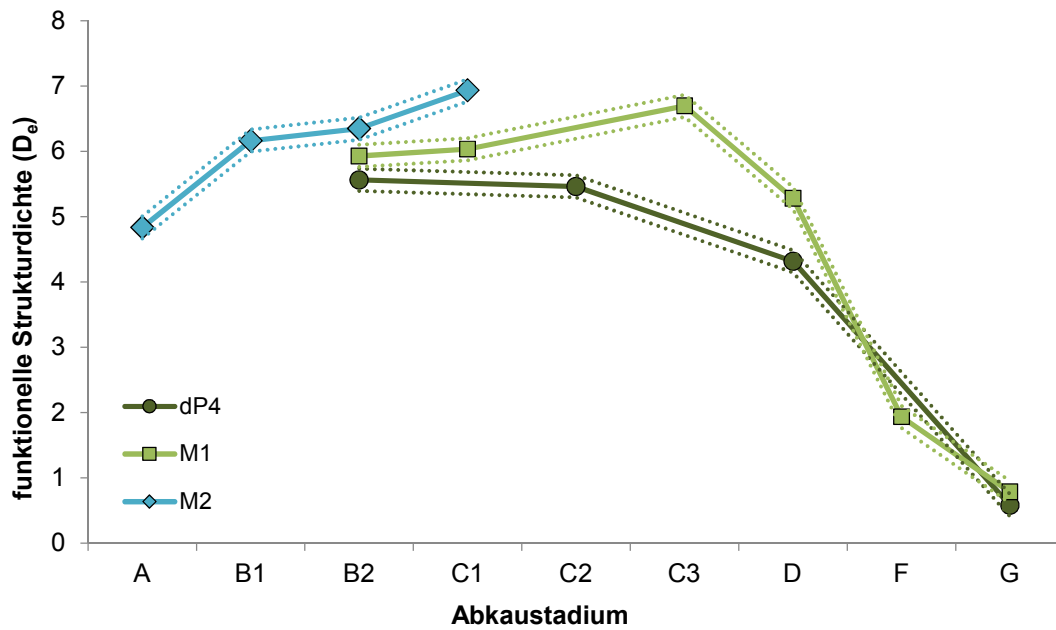


**Abb. 5-5:** Funktionelle Strukturdichte ( $D_e$ ) der Oberkieferbackenbeziehung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

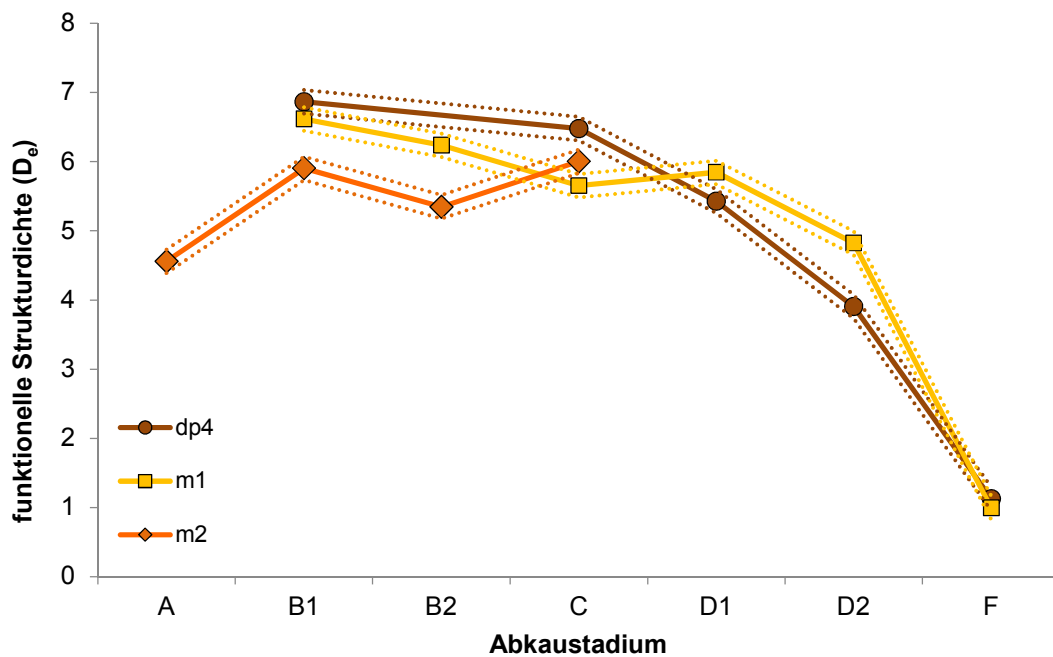


**Abb. 5-6:** Funktionelle Strukturdichte ( $D_e$ ) der Unterkieferbackenbeziehung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

## Funktionelle Strukturdichte

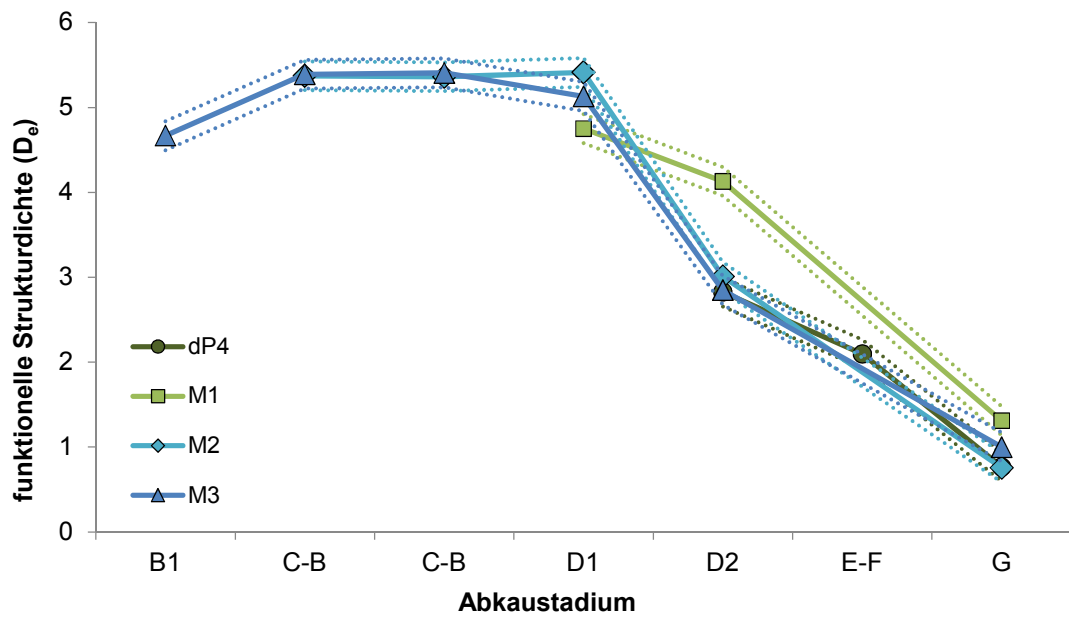


**Abb. 5-7:** Funktionelle Strukturdichte ( $D_e$ ) der oberen Backenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

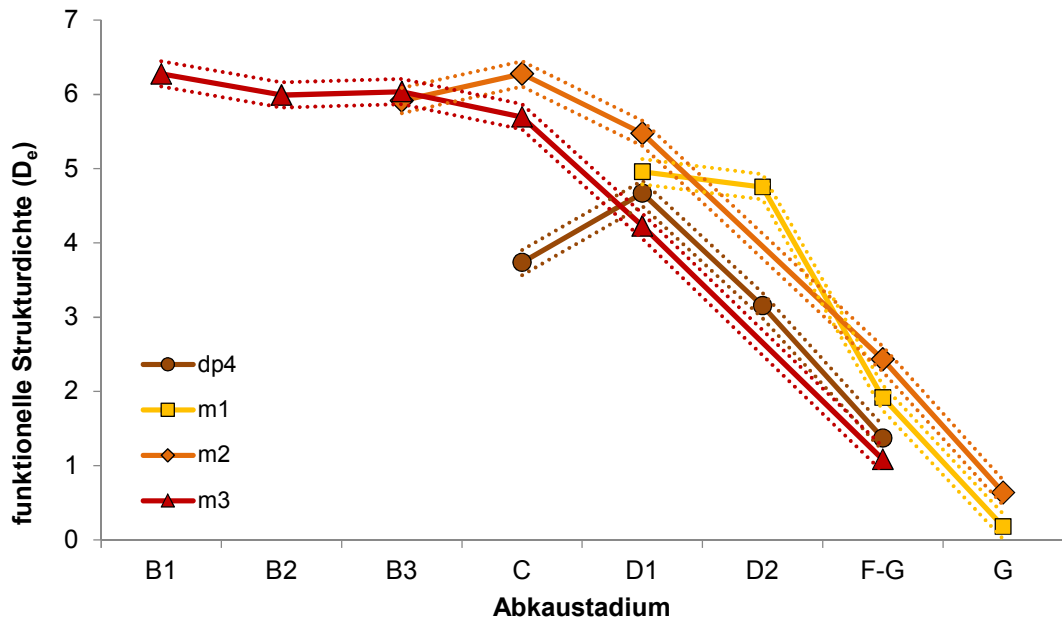


**Abb. 5-8:** Funktionelle Strukturdichte ( $D_e$ ) der Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien zeigen die Fehlerspanne an.

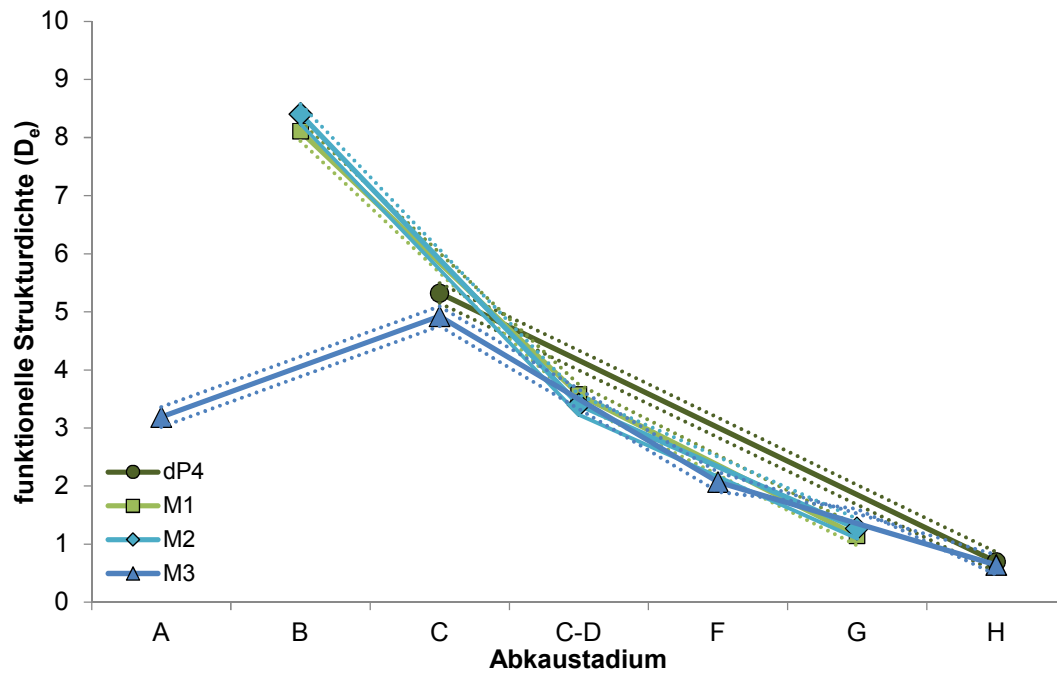
## Funktionelle Strukturdichte



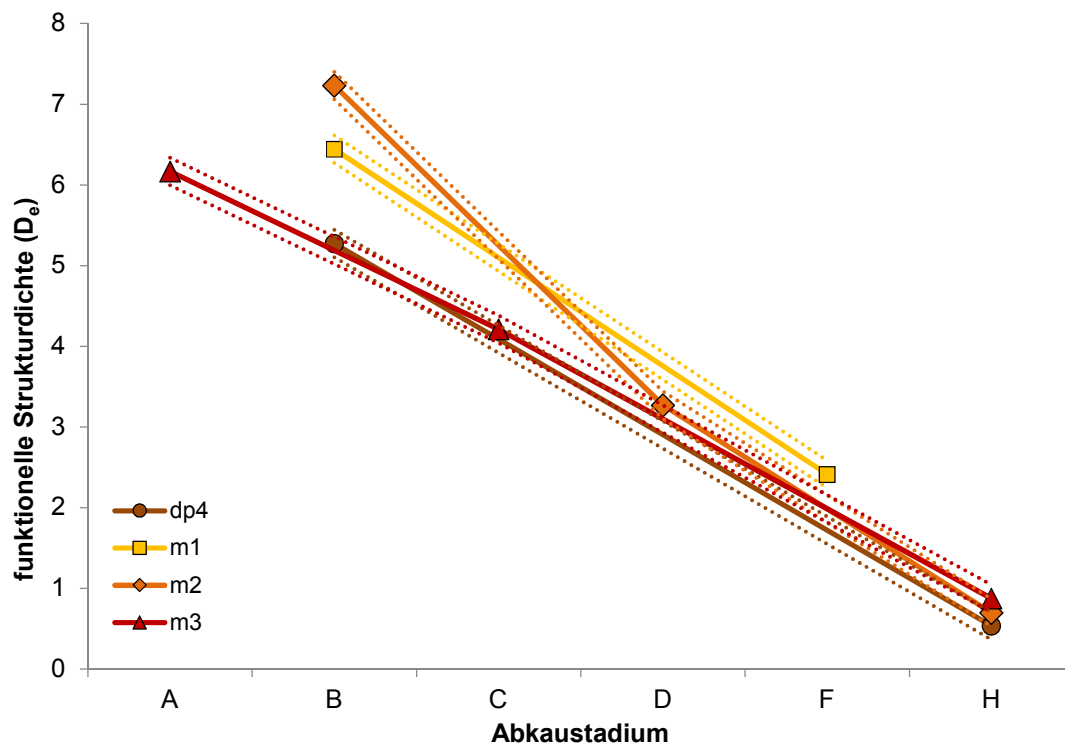
**Abb. 5-9:** Funktionelle Strukturdichte ( $D_e$ ) der Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.



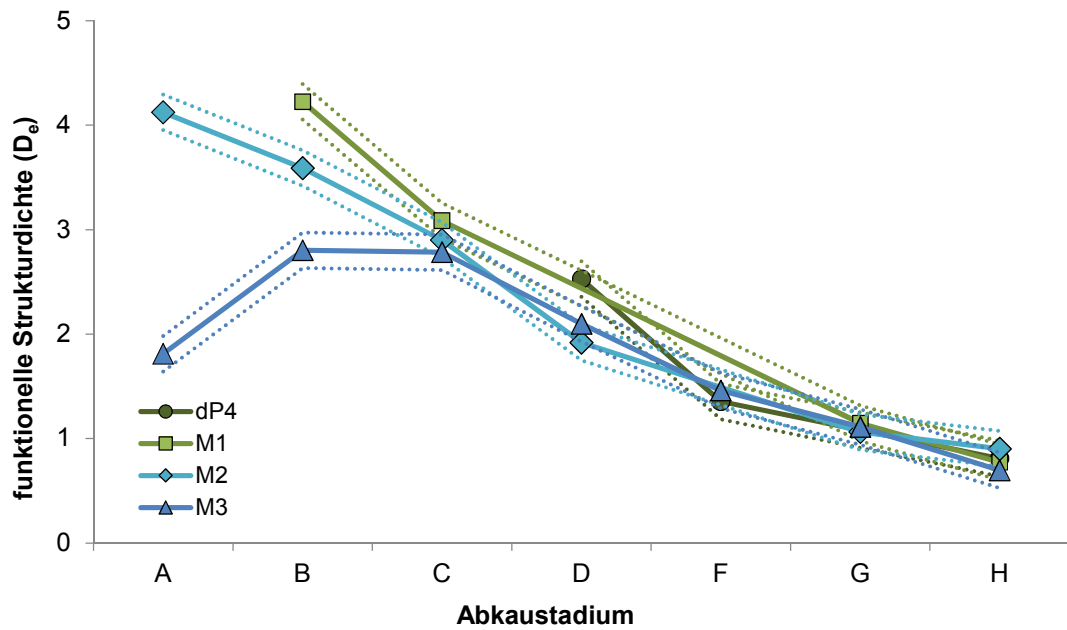
**Abb. 5-10:** Funktionelle Strukturdichte ( $D_e$ ) der Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.



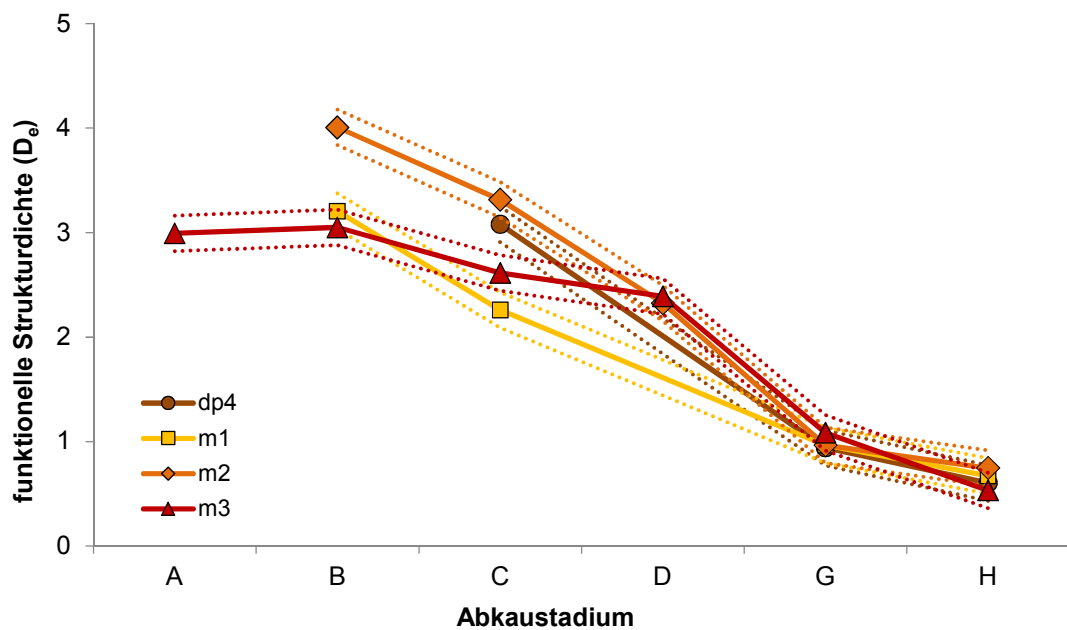
**Abb. 5-11:** Funktionelle Strukturdichte ( $D_e$ ) der Oberkieferbackenbezhung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.



**Abb. 5-12:** Funktionelle Strukturdichte ( $D_e$ ) der unteren Backenbezhung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

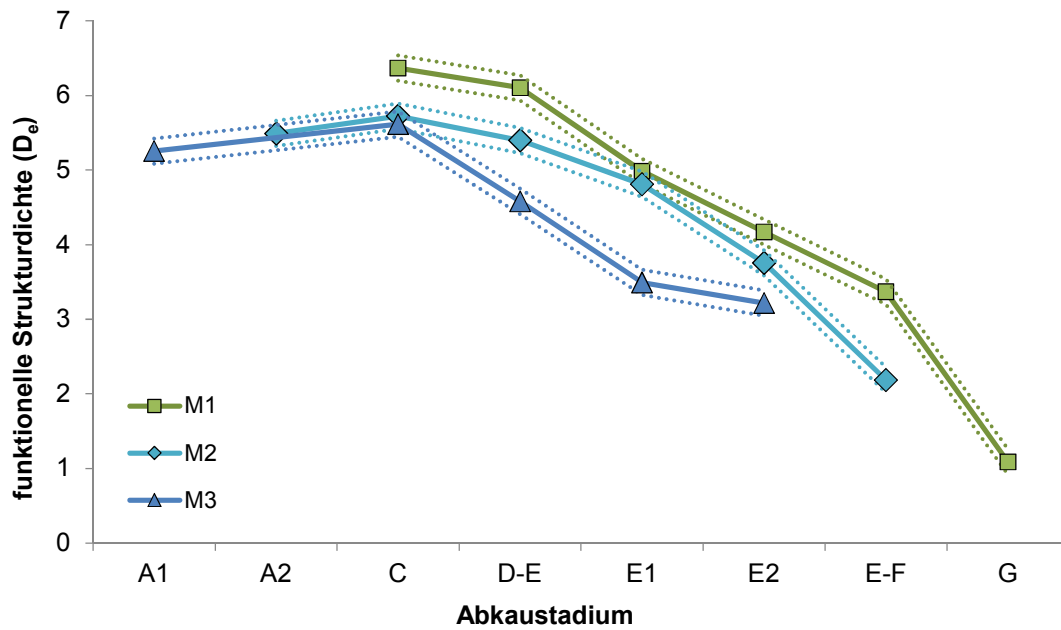


**Abb. 5-13:** Funktionelle Strukturdichte (D<sub>e</sub>) der Oberkieferbezahnung von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

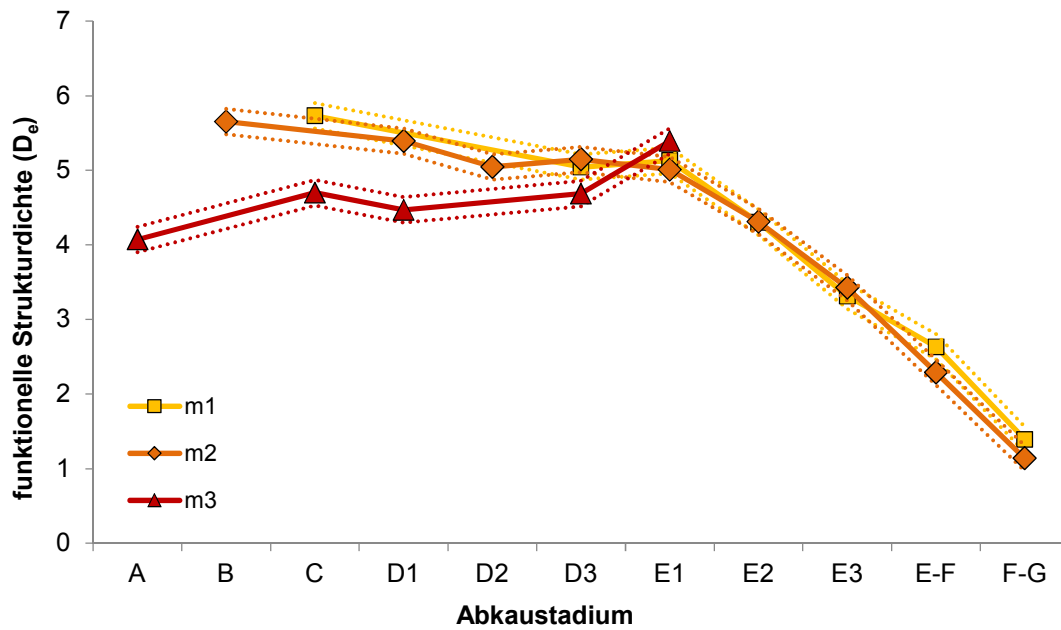


**Abb. 5-14:** Funktionelle Strukturdichte (D<sub>e</sub>) der Unterkieferbackenbezahnung von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

## Funktionelle Strukturdichte

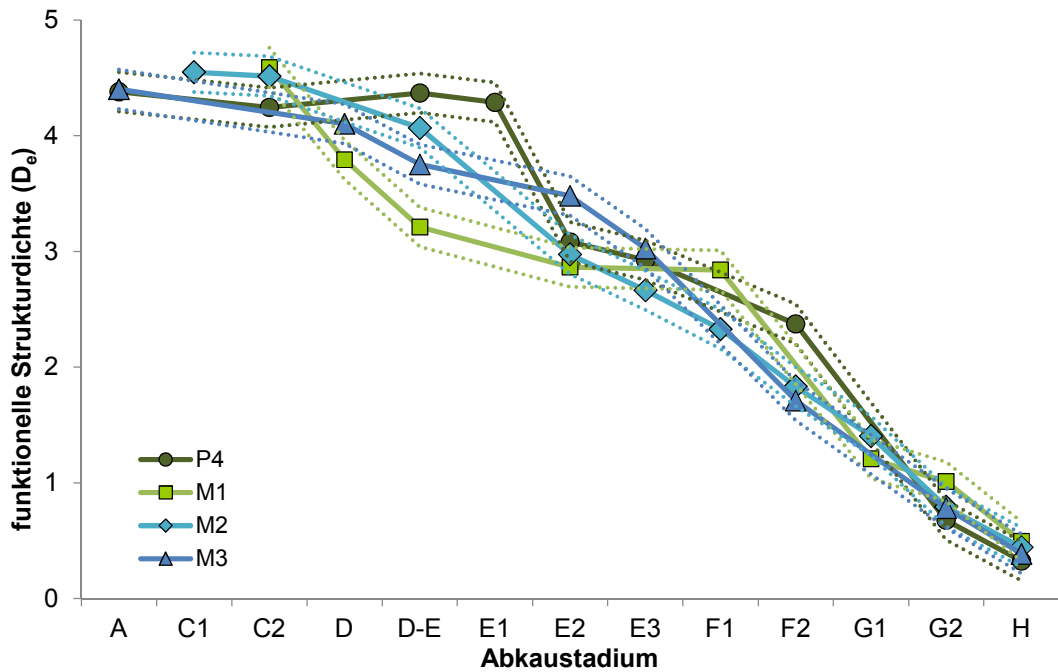


**Abb. 5-15:** Funktionelle Strukturdichte ( $D_e$ ) der oberen Molaren von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

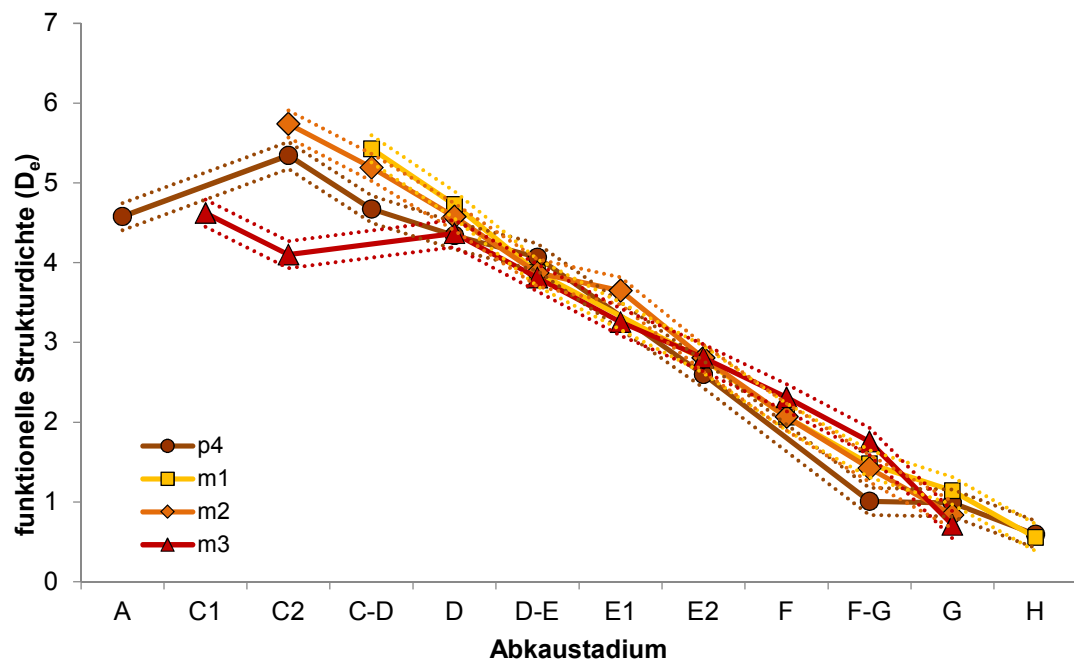


**Abb. 5-16:** Funktionelle Strukturdichte ( $D_e$ ) der unteren Molaren von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

## Funktionelle Strukturdichte

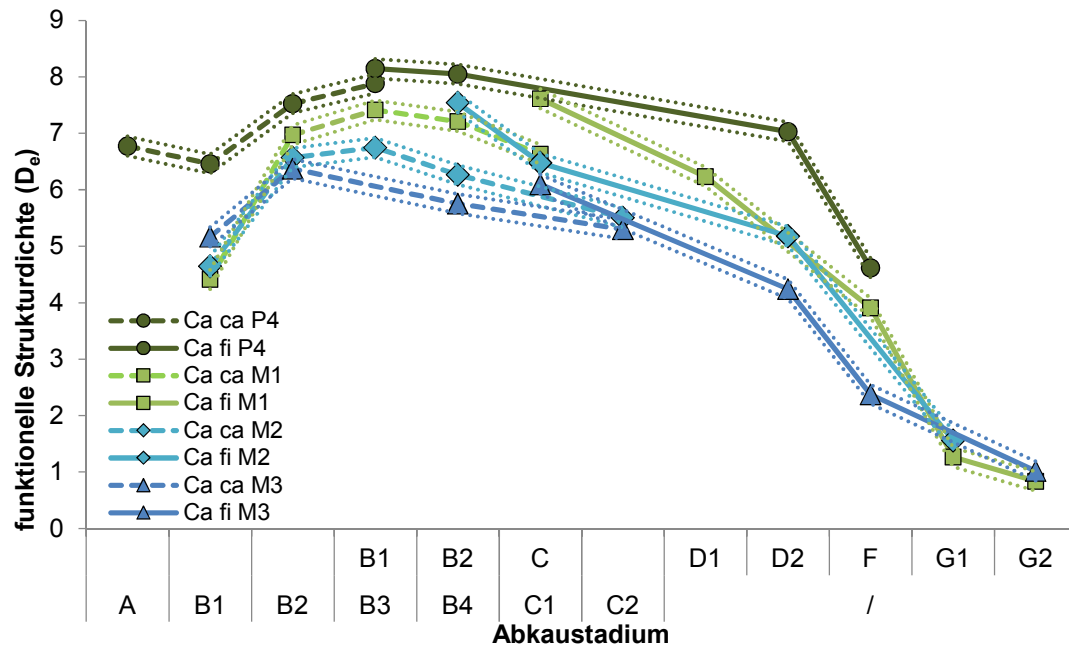


**Abb. 5-17:** Funktionelle Strukturdichte ( $D_e$ ) der Oberkieferbackenbezahnung von ZMH 7515 *Hystrix indica* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspannen an.

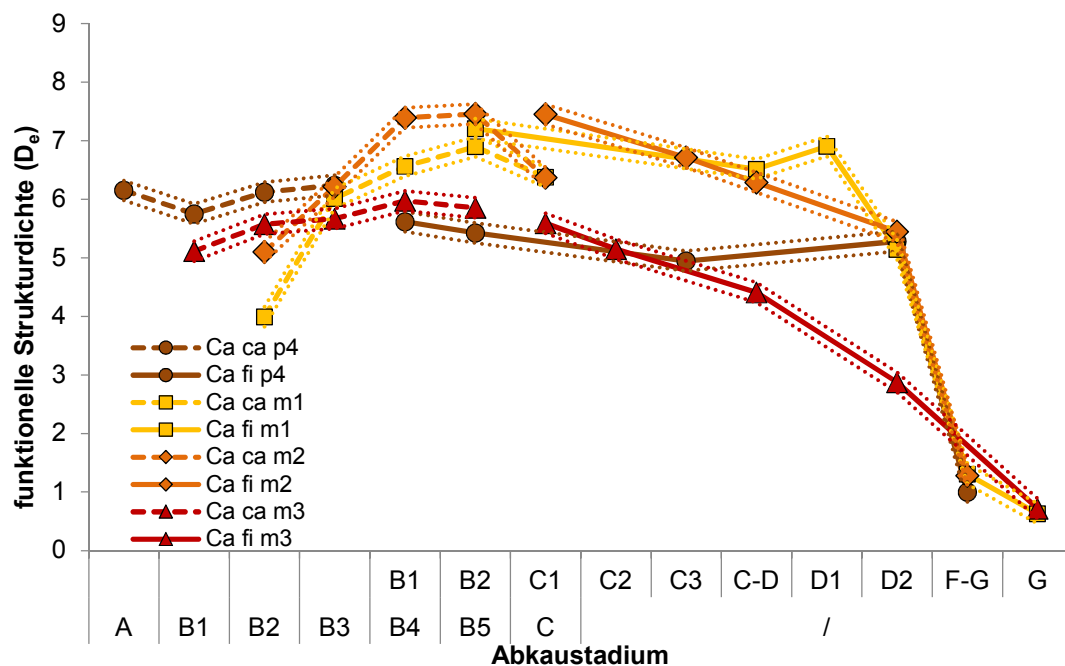


**Abb. 5-18:** Funktionelle Strukturdichte ( $D_e$ ) der unteren Backenbezahnung von ZMH 7515 *Hystrix indica* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspannen an.

## Funktionelle Strukturdichte



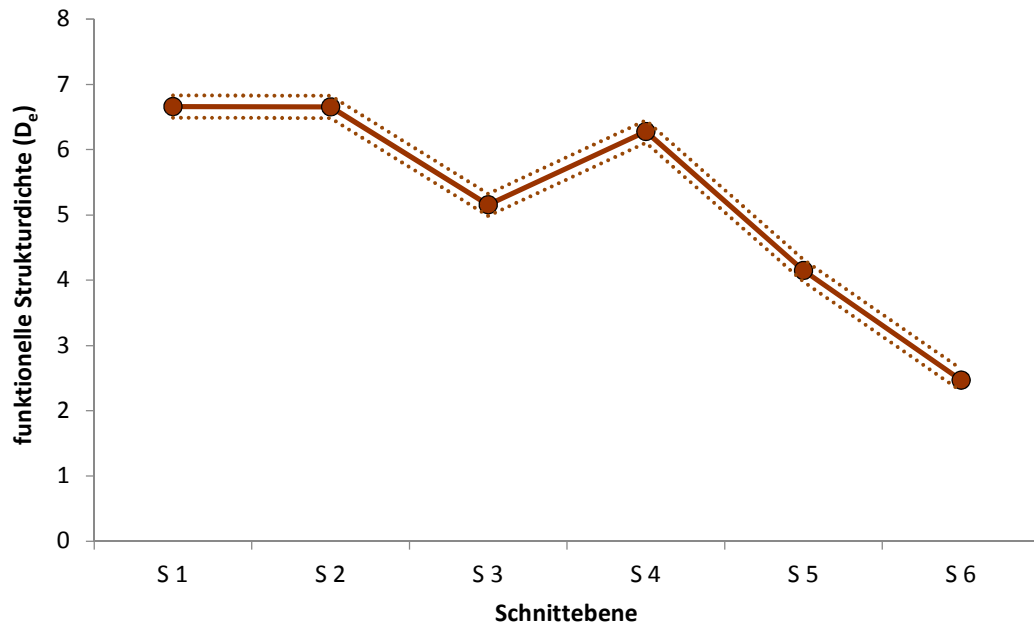
**Abb. 5-19:** Funktionelle Strukturdichte ( $D_e$ ) der oberen Backenbezahnung von STIPB M 3346 *Castor canadensis* (Ca ca, gestrichelte Linie) und STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* (Ca fi, durchgezogene Linie) mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.



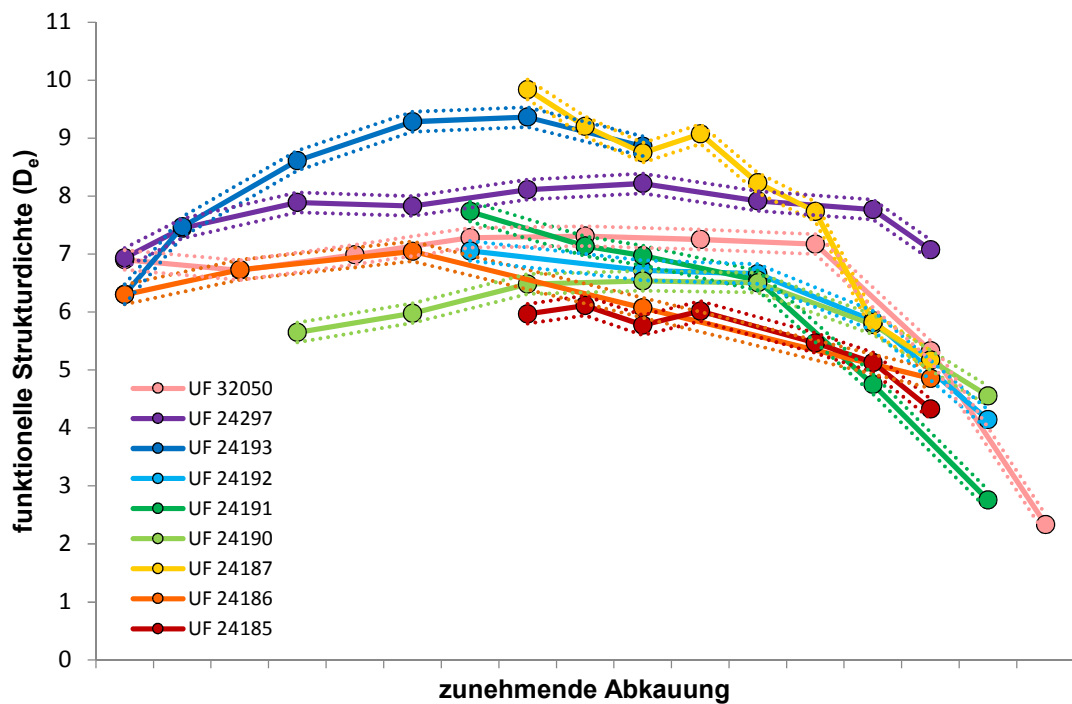
**Abb. 5-20:** Funktionelle Strukturdichte ( $D_e$ ) der unteren Backenbezahnung von STIPB M 3346 *Castor canadensis* (Ca ca, gestrichelte Linie) und STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* (Ca fi, durchgezogene Linie) mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.



## Funktionelle Strukturdichte



**Abb. 5-21:** Funktionelle Strukturdichte (D<sub>e</sub>) des P4 UF 24194 *Mylagaulus elassos* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.



**Abb. 5-22:** Funktionelle Strukturdichte (D<sub>e</sub>) der unteren Prämolaren von *Mylagaulus elassos* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

## 6 Winkelverteilung

Die Ergebnisse aus der Schmelzbandwinkelmessung (Richtungsrosen, Mittelwert der Schmelzbandwinkel und die Länge des Mittelwertvektors ( $r$ )) zeigen eine Verteilung der Schmelzbandwinkel um einen bestimmten Wertebereich herum; die Schneidkanten sind damit in einem bestimmten Winkel zur Kaurichtung ausgerichtet. Dabei zeigen die Schmelzbänder der Ober- und Unterkieferbackenbezahnung gegensätzliche Werte. Während sie bei den meisten Arten in der Oberkieferbackenbezahnung unter  $90^\circ$  liegen, ist die Hauptverteilung in der Unterkieferbackenbezahnung bei über  $90^\circ$  zu finden. Dadurch liegen die Schneidkanten des Ober- und Unterkiefers während des Kauvorgangs nicht parallel, sondern treffen in Schrägstellung aufeinander. Je nach Art ist die Orientierung der Schmelzbänder zur Kaurichtung unterschiedlich, grundsätzlich lassen sich zwei Gruppen unterscheiden. In der einen Gruppe weisen die meisten Schmelzbänder Winkel von nahezu  $90^\circ$  auf (etwa bei ZMH 3572 *Cuniculus paca*) (**Abb. 6-1, Abb. 6-2, Abb. 6-26 & Abb. 6-27**). In der zweiten Gruppe ist die Abweichung der Orientierung der Schmelzbänder von  $90^\circ$  deutlich größer, so liegt die Winkelverteilung z.B. bei ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* in der Oberkieferbackenbezahnung bei etwa  $50^\circ$ - $70^\circ$ , in der Unterkieferbackenbezahnung bei  $120^\circ$ - $130^\circ$  (**Abb. 6-3 & Abb. 6-4**). Zusätzlich lässt sich in der zweiten Gruppe bei der Winkelverteilung oft ein zweiter, kleinerer Wertebereich finden, in dem einige Schmelzbänder eine deutlich andere Stellung zur Kaurichtung aufweisen (z.B. bei beiden Arten von *Dasyprocta*, STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum*, ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* und beiden Arten von *Hystrix*) (**Abb. 6-3 bis Abb. 6-6, Abb. 6-11 bis Abb. 6-18**). Dadurch weichen die Mittelwerte in diesen Fällen von der tatsächlichen hauptsächlichen Winkelverteilung ab. Sowohl die Richtungsrosen als auch die Ergebnisse für  $r$  zeigen, dass die Schmelzbänder in der ersten Gruppe recht eng um einen Wertebereich verteilt sind (z.B. ZMH 3572 *Cuniculus paca* (**Abb. 6-1, Abb. 6-2, Abb. 6-26 & Abb. 6-27**)), während bei der zweiten Gruppe eine größere Streuung zu finden ist (z.B. beide Arten *Dasyprocta* (**Abb. 6-3 bis Abb. 6-6, Abb. 6-28 bis Abb. 6-31**)). Mit zunehmender Abkauung kann sich die Stellung der Schneidkanten zur Kaurichtung verändern, dies ist sowohl in den Richtungsrosen als auch beim Verlauf des Mittelwerts zu erkennen. Dabei kann der Mittelwert mit zunehmender Abkauung je nach Art höhere, niedrigere oder annähernd gleichbleibende Werte annehmen. Dies ist mit wenigen Ausnahmen in allen Zahnpositionen einer Zahnreihe zu finden. Ausreißer sind etwa der m1 von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* (**Abb. 6-29**) oder der m3 von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* (**Abb. 6-39**). Des Weiteren kommt es bei allen untersuchten

Exemplaren mit zunehmender Abkautung zu einer breiteren Streuung der Winkelverteilung und damit niedrigere Werte für  $r$  in den letzten Schnittebenen. In einigen Exemplaren zeigt die erste Schnittebene einer Zahnposition eine größere Streuung als die späteren Schnittebenen (zu erkennen sowohl in den Richtungsrosen als auch bei  $r$ ), dies ist z.B. beim p4 von ZMH 3572 *Cuniculus paca*, im M3 von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*, im M3/m3 von STIPB M 1137 *Hystrix cristata*, im P4 von ZMH 7515 *Hystrix indica*, UF 24186, UF 24193 oder UF 24297 *Mylagaulus elassos* der Fall (**Abb. 6-2, Abb. 6-3, Abb. 6-15 bis Abb. 6-17, Abb. 6-23 bis Abb. 6-25, Abb. 6-27, Abb. 6-28, Abb. 6-40 bis Abb. 6-42 & Abb. 6-50**).

In der Regel zeigen die Richtungsrosen und der Verlauf des Mittelwerts aller Zahnpositionen einer Zahnreihe eine ähnliche Verteilung der Schmelzbandwinkel, wobei der Wert, um den die Schmelzbänder verteilt sind, leicht variieren kann. Somit weisen alle Schneidkanten während des Kauvorgangs mehr oder weniger die gleiche Orientierung zur Kaurichtung auf.

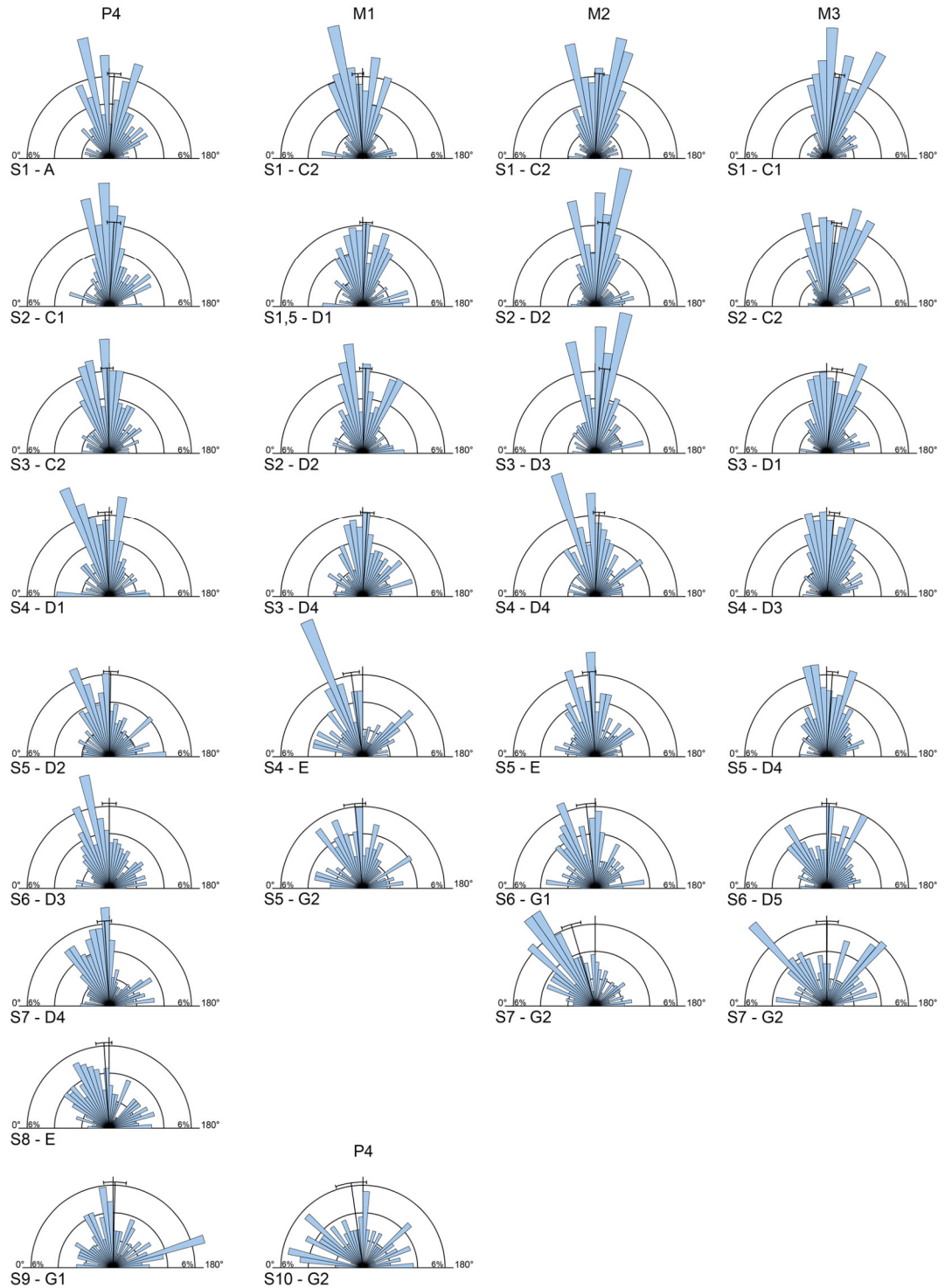
Die statistische Auswertung (Rao's Spacing Test und Rayleigh-Test) ergab für keinen der hier vorliegenden Datensätze eine uniforme Verteilung, sondern eine Gruppierung der Winkel um bestimmte Wertebereiche herum. Der Watson's  $U^2$  Test auf von-Mises-Verteilung ergab nur für einen Bruchteil der Datensätze Werte für  $U^2$  unterhalb der Schwelle von 0,187 und somit eine vorliegende von-Mises-Verteilung. Daher konnte der Watson-Williams F-Test auf Ähnlichkeiten der Mittelwerte mehrerer Schnittebenen nur vereinzelt durchgeführt werden. Der Watson's  $U^2$  Test auf Ähnlichkeiten zeigt keine signifikanten Unterschiede in den meisten aufeinanderfolgenden Schnittebenen. Somit ändert sich mit zunehmender Abkautung die Verteilung der Schmelzbandwinkel nicht signifikant. Signifikante Unterschiede können zwischen den vorletzten oder den letzten beiden Schnittebenen vorliegen, also in fortgeschrittenen Abkaustadien. Zum Teil sind signifikante Unterschiede auch zwischen den ersten beiden Schnittebenen zu finden, etwa beim p4 von ZMH 3572 *Cuniculus paca* oder dem M3 von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* (**Anhang C CD-ROM Tab. C 4 & Tab. C 8**). Zwischendurch können signifikante Unterschiede auch in allen Schnittebenen einer Zahnposition auftreten, wie etwa im dP4 und M1 von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* (**Anhang C CD-ROM Tab. C 36**).

Da für den Watson-Williams F-Test auf Ähnlichkeiten des Mittelwerts mehrerer Schnittebenen in zwei aufeinander folgenden Schnittebenen eine von-Mises-Verteilung gegeben sein musste, konnte dieser Test nur für wenige Schnittebenen angewendet werden (**Anhang C CD-ROM**). Daher kann bei den meisten Schnittebenen nicht gesagt

werden, ob sich der Mittelwert mit zunehmender Abkautung signifikant ändert.

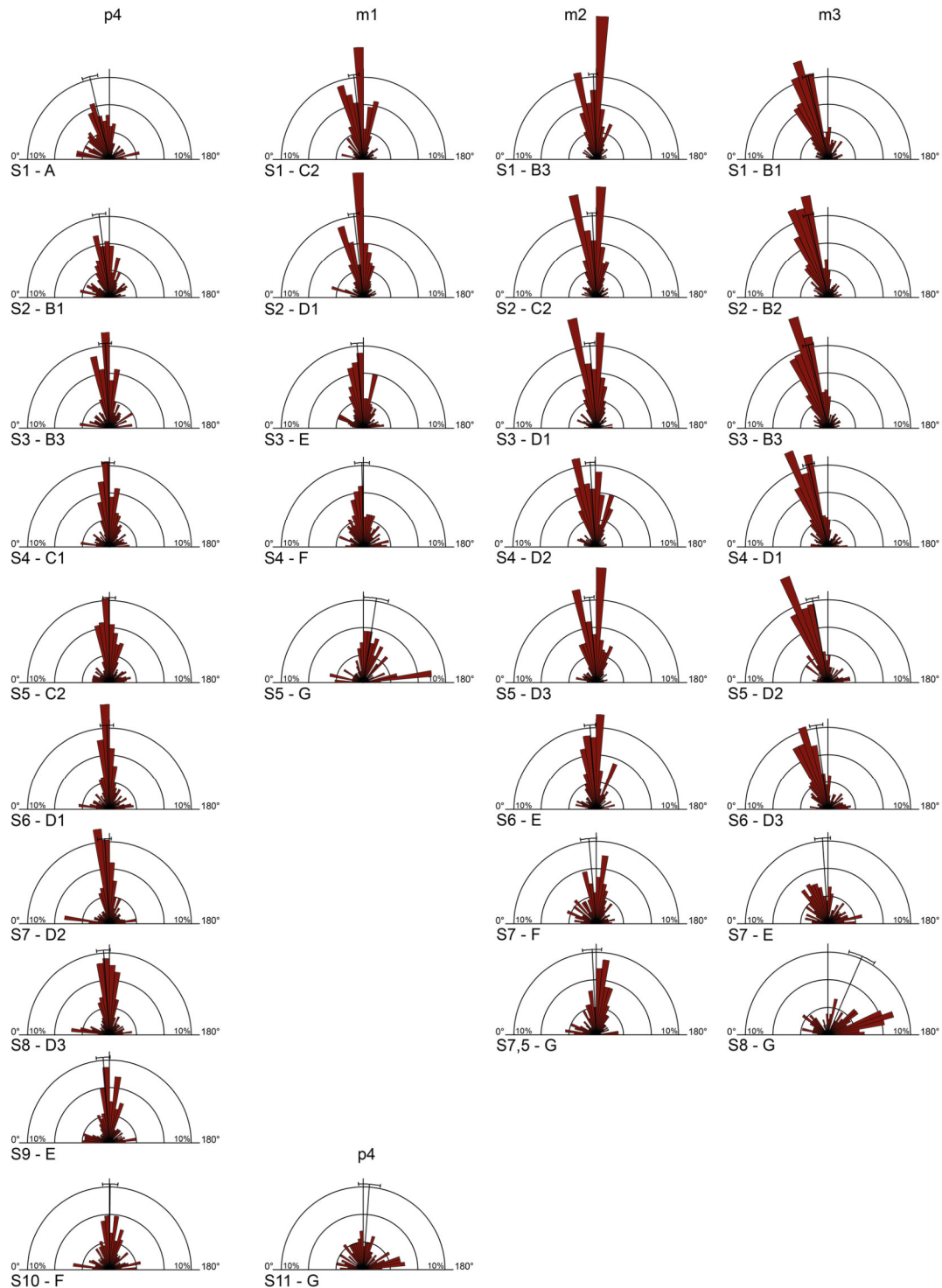
Die Richtungsrosen aller untersuchten Arten sind in **Abb. 6-1** bis **Abb. 6-25** zu finden, der Verlauf des Mittelwerts sowie  $r$  sind in **Abb. 6-26** bis **Abb. 6-50** zu finden. Die Ergebnisse der Winkelmessung der Schmelzbänder sowie die statistische Auswertung von Oriana sind dem **Anhang C** und **Anhang D** auf der CD-ROM zu entnehmen.

## Winkelverteilung



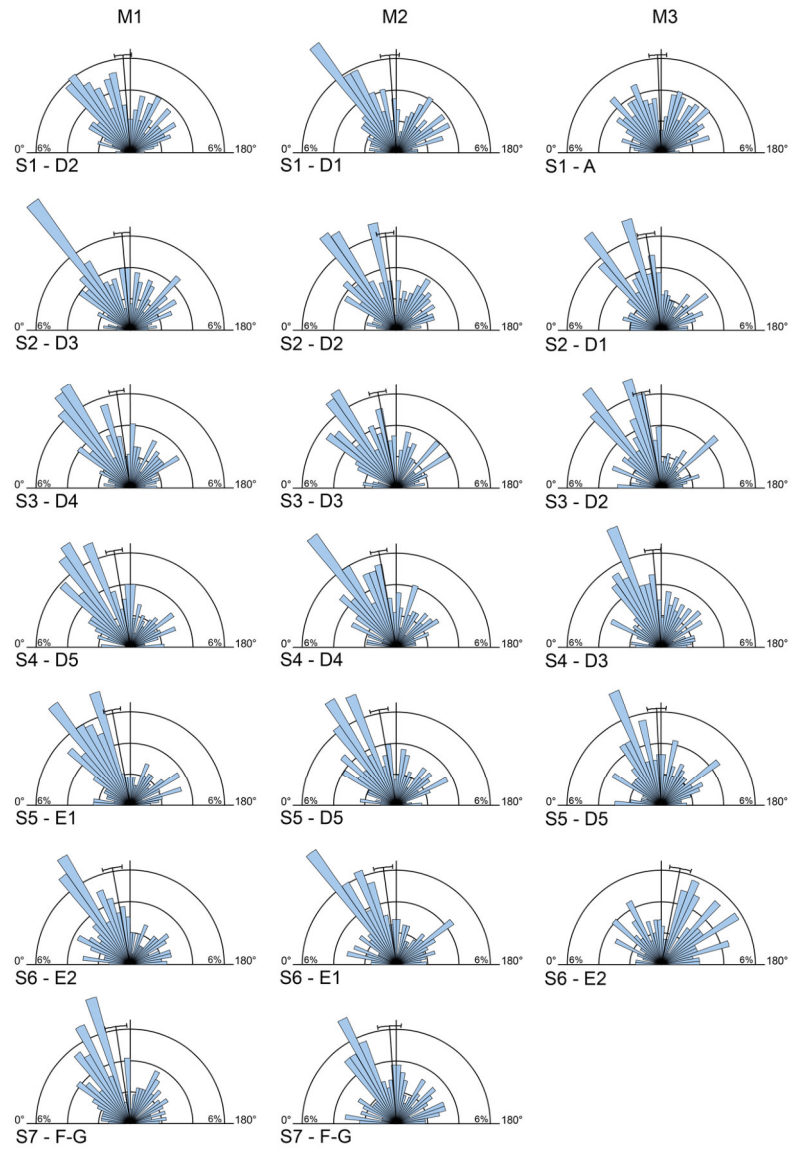
**Abb. 6-1:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der Oberkieferbackenbezeichnung von ZMH 3572 *Cuniculus paca*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkaustadium angegeben. Schnittebenen mit ...,5 liegen im halben Abstand zu den übrigen Schnittebenen.

## Winkelverteilung



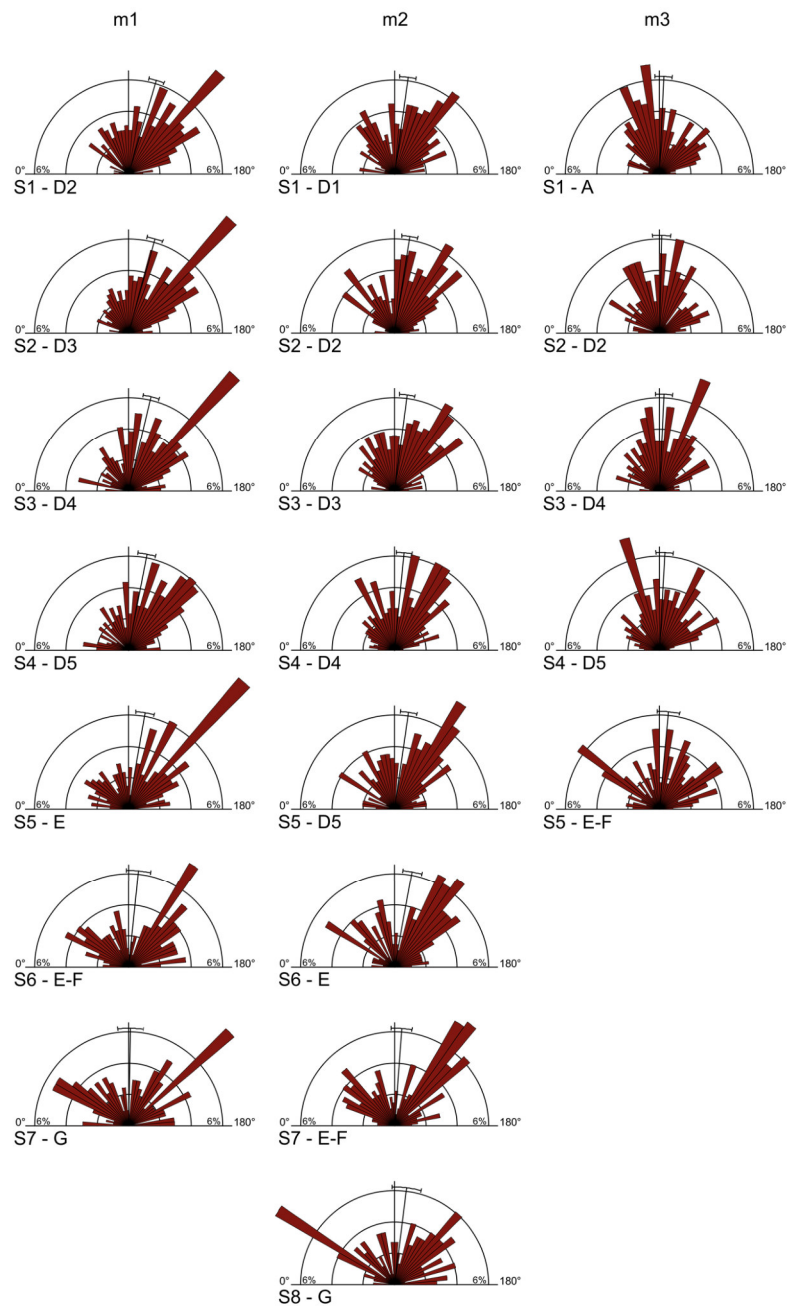
**Abb. 6-2:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der Unterkieferbackenbezahnung von ZMH 3572 *Cuniculus paca*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkastadium angegeben. Schnittebenen mit ...,5 liegen im halben Abstand zu den übrigen Schnittebenen.

## Winkelverteilung



**Abb. 6-3:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der Oberkieferbackenbezahnung von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkaustadium angegeben.

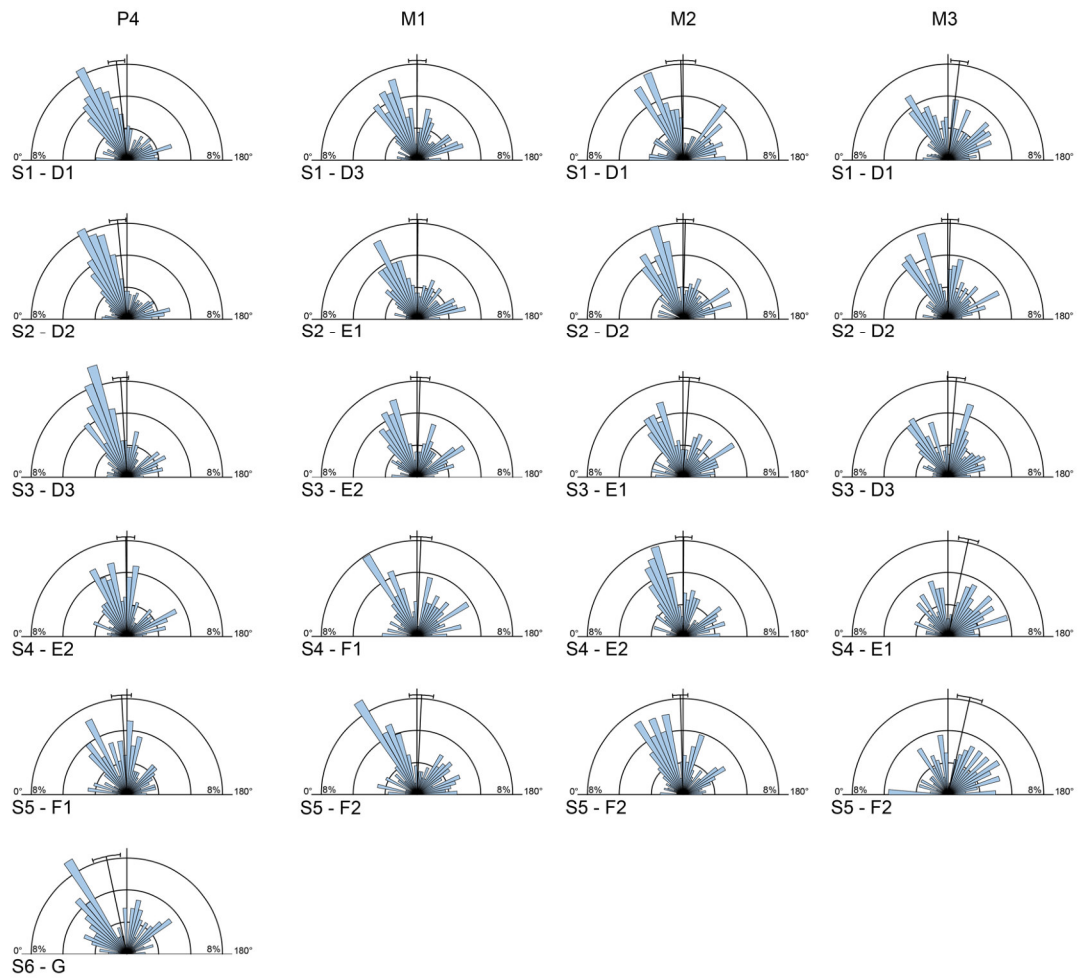
## Winkelverteilung



**Abb. 6-4:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der Unterkieferbackenbeziehung von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkastadium angegeben.

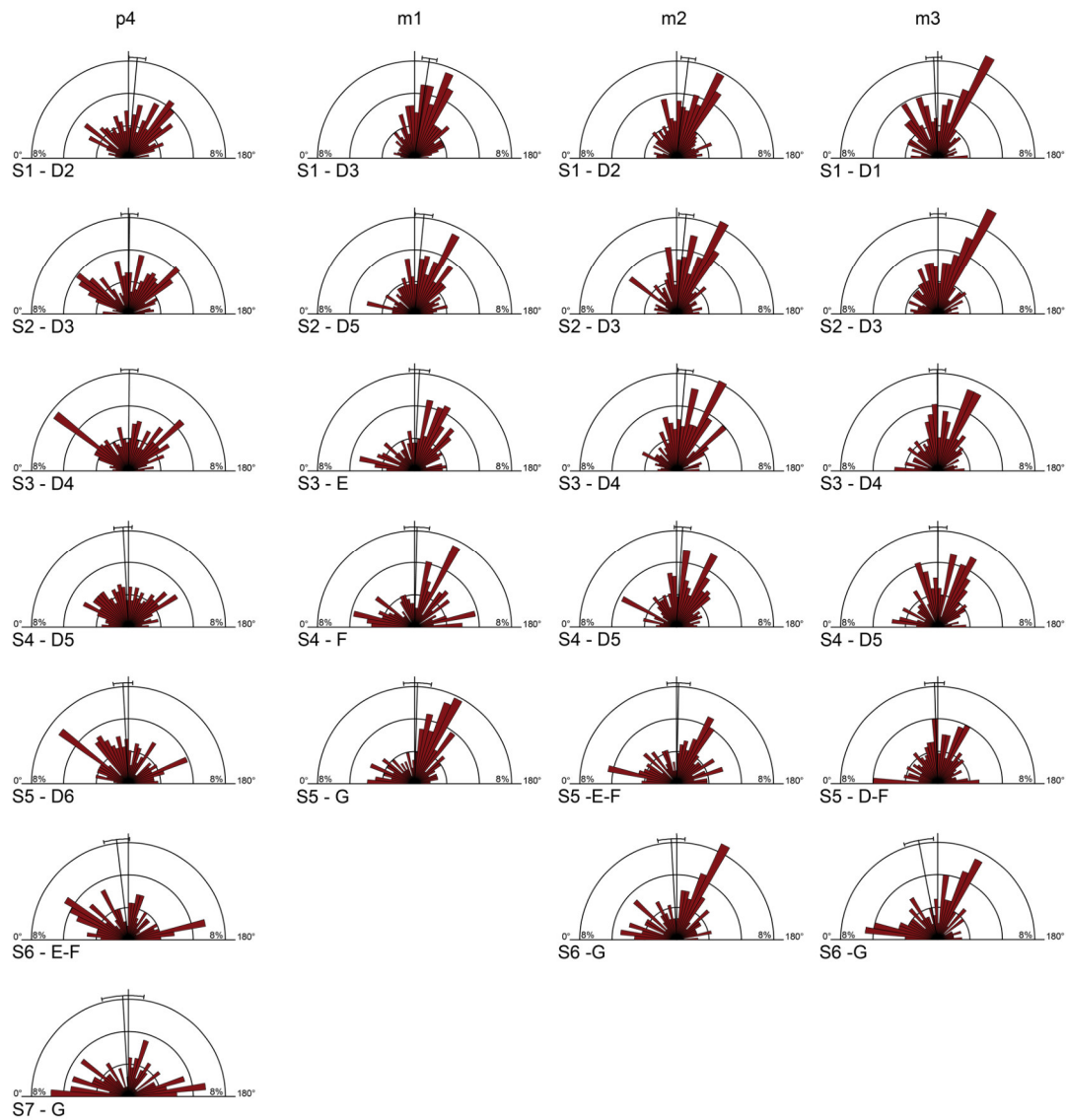


## Winkelverteilung



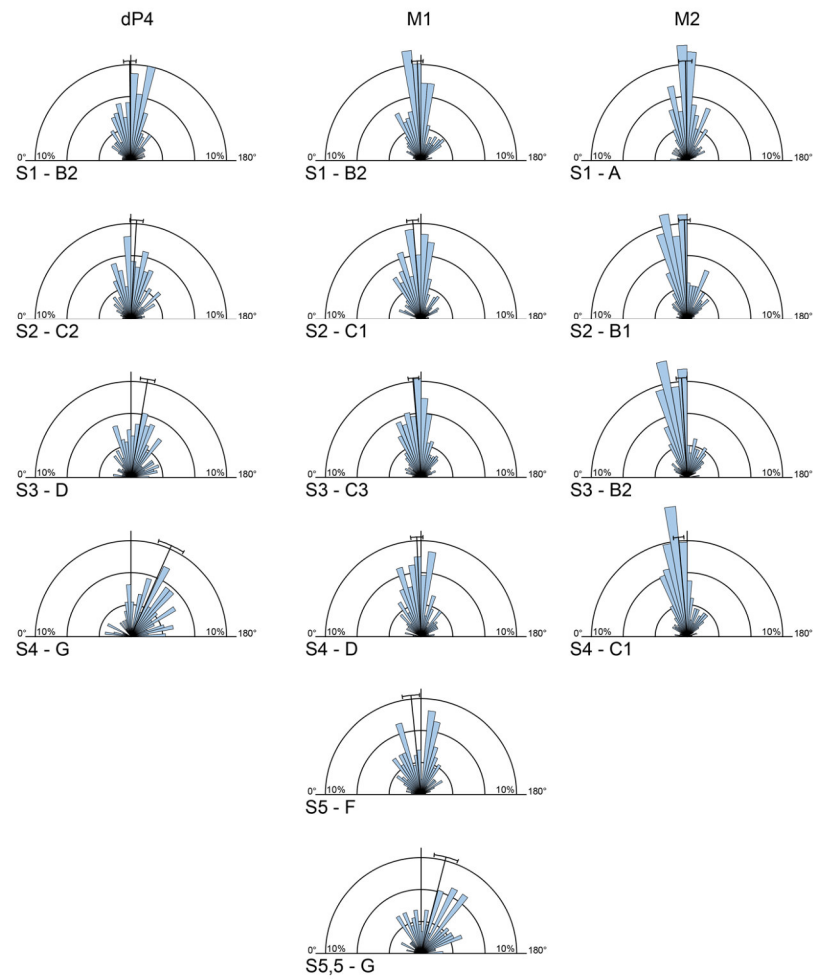
**Abb. 6-5:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der Oberkieferbackenbeziehung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkaustadium angegeben.

## Winkelverteilung



**Abb. 6-6:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der unteren Backenbezahnung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkaustadium angegeben.

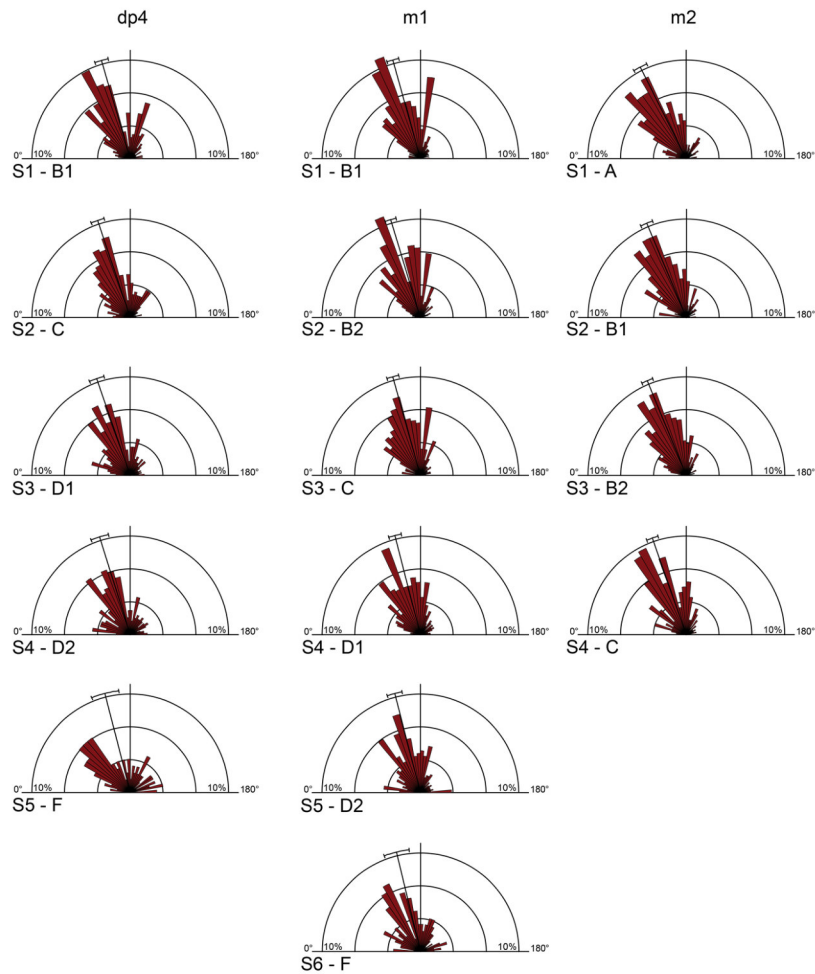
## Winkelverteilung



**Abb. 6-7:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkaustadium angegeben. Schnittebenen mit ...,5 liegen im halben Abstand zu den übrigen Schnittebenen.

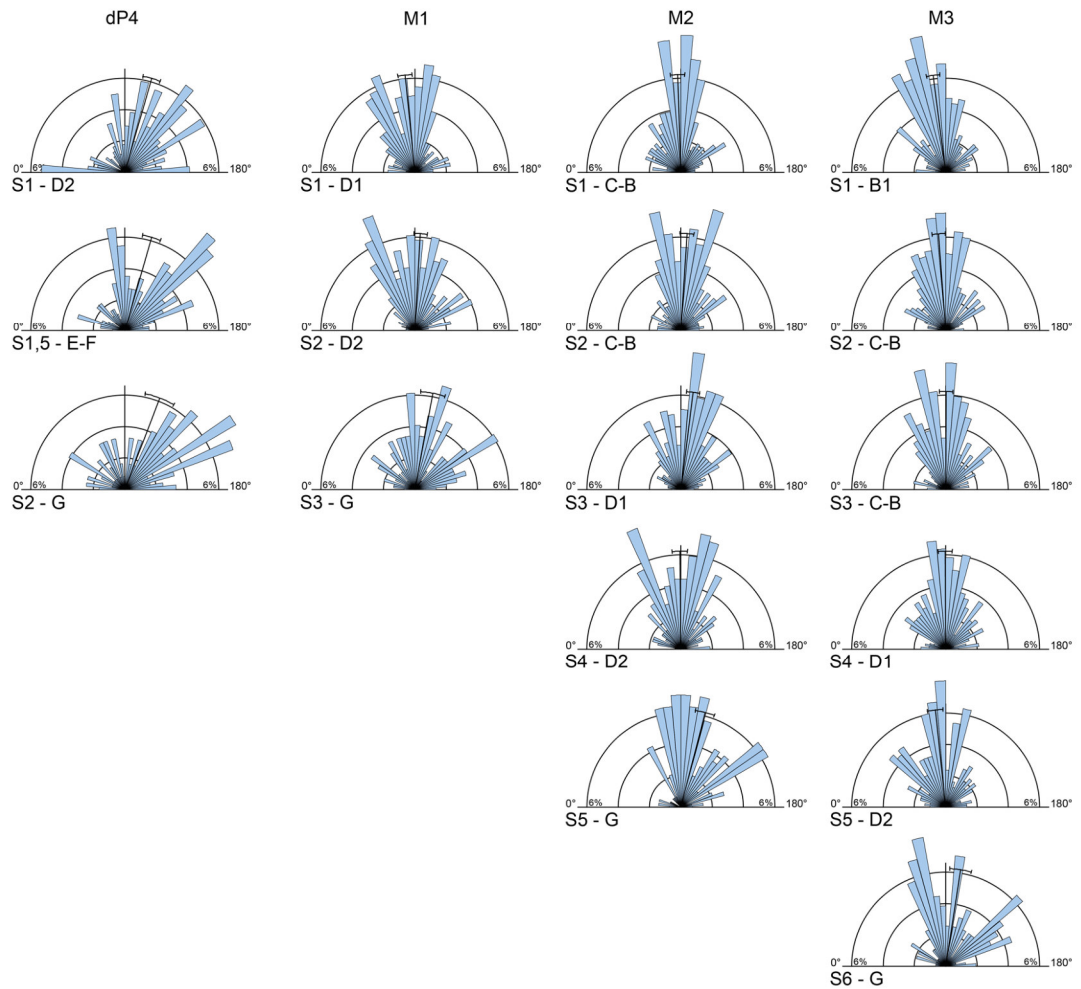
## Winkelverteilung

---



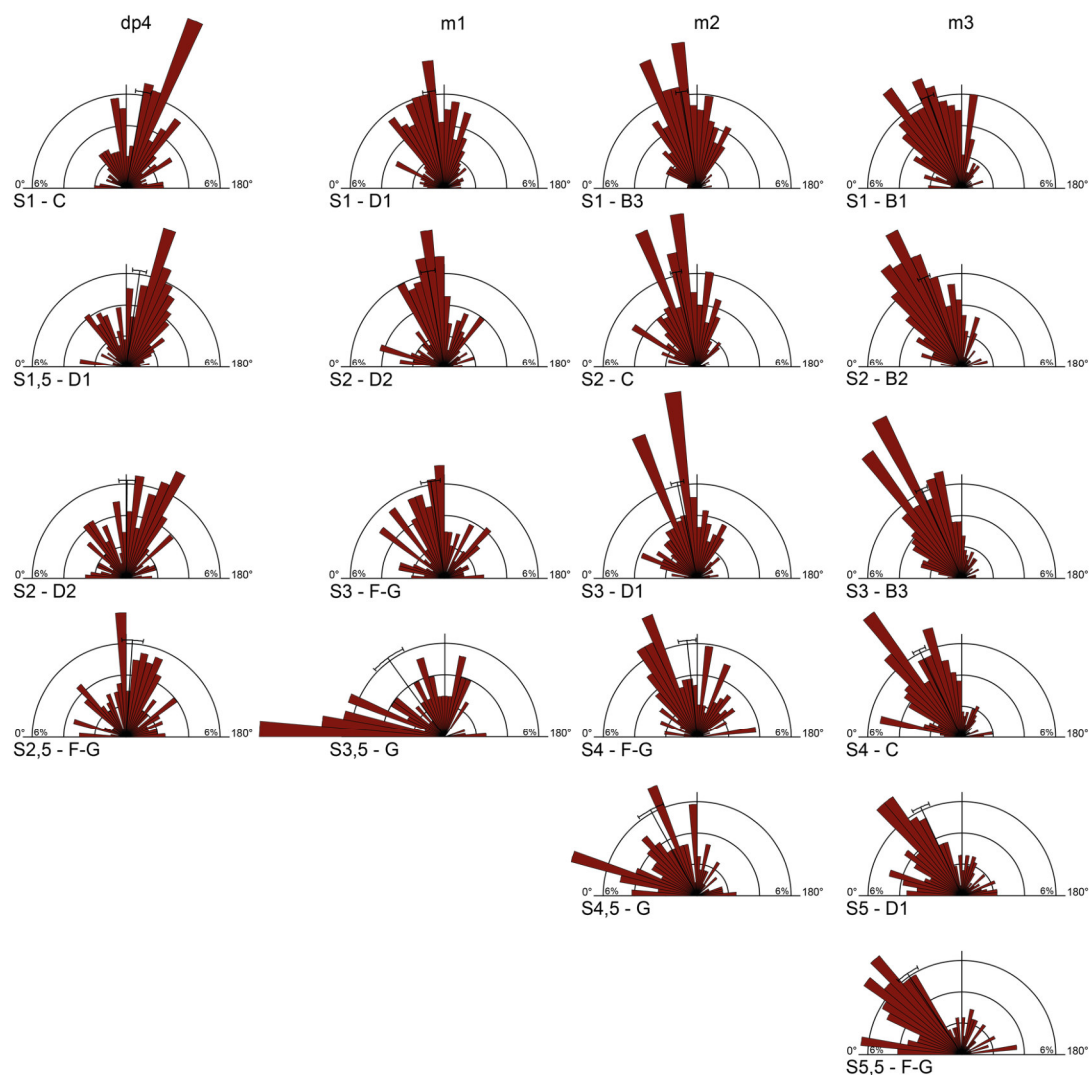
**Abb. 6-8:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkaustadium angegeben.

## Winkelverteilung



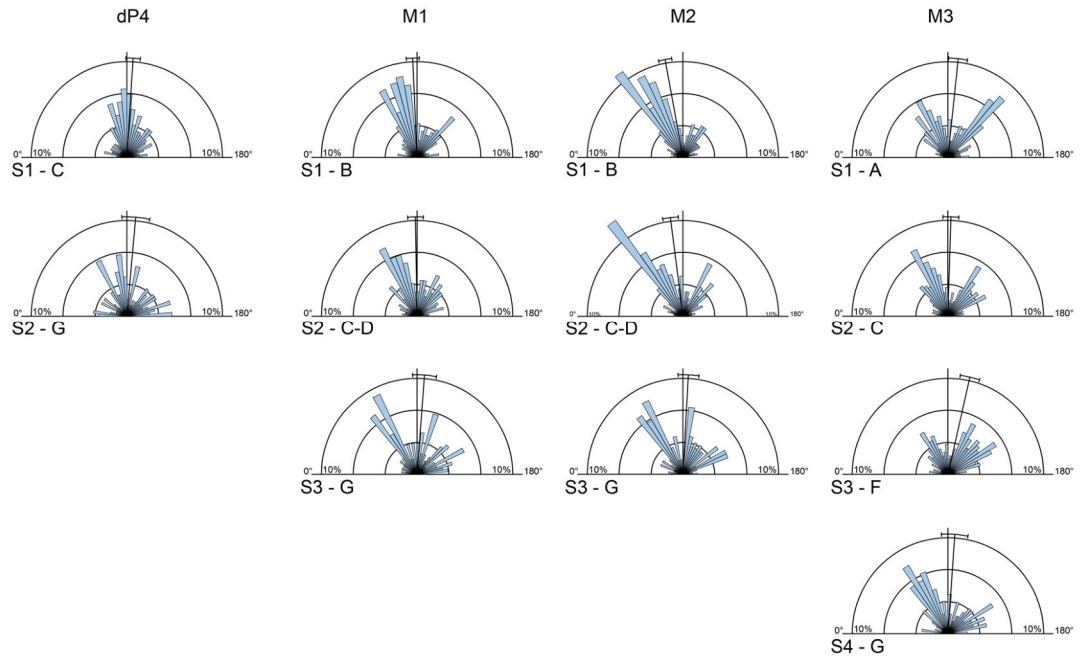
**Abb. 6-9:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der oberen Backenbezahnung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkaustadium angegeben. Schnittebenen mit ...,5 liegen im halben Abstand zu den übrigen Schnittebenen.

## Winkelverteilung

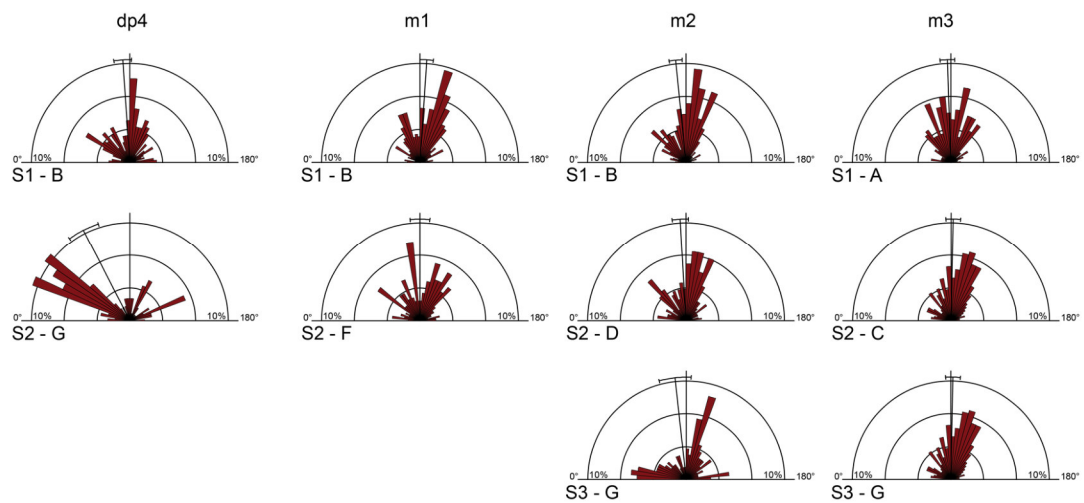


**Abb. 6-10:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der unteren Backenbezahnung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkastadium angegeben. Schnittebenen mit ...,5 liegen im halben Abstand zu den übrigen Schnittebenen.

## Winkelverteilung



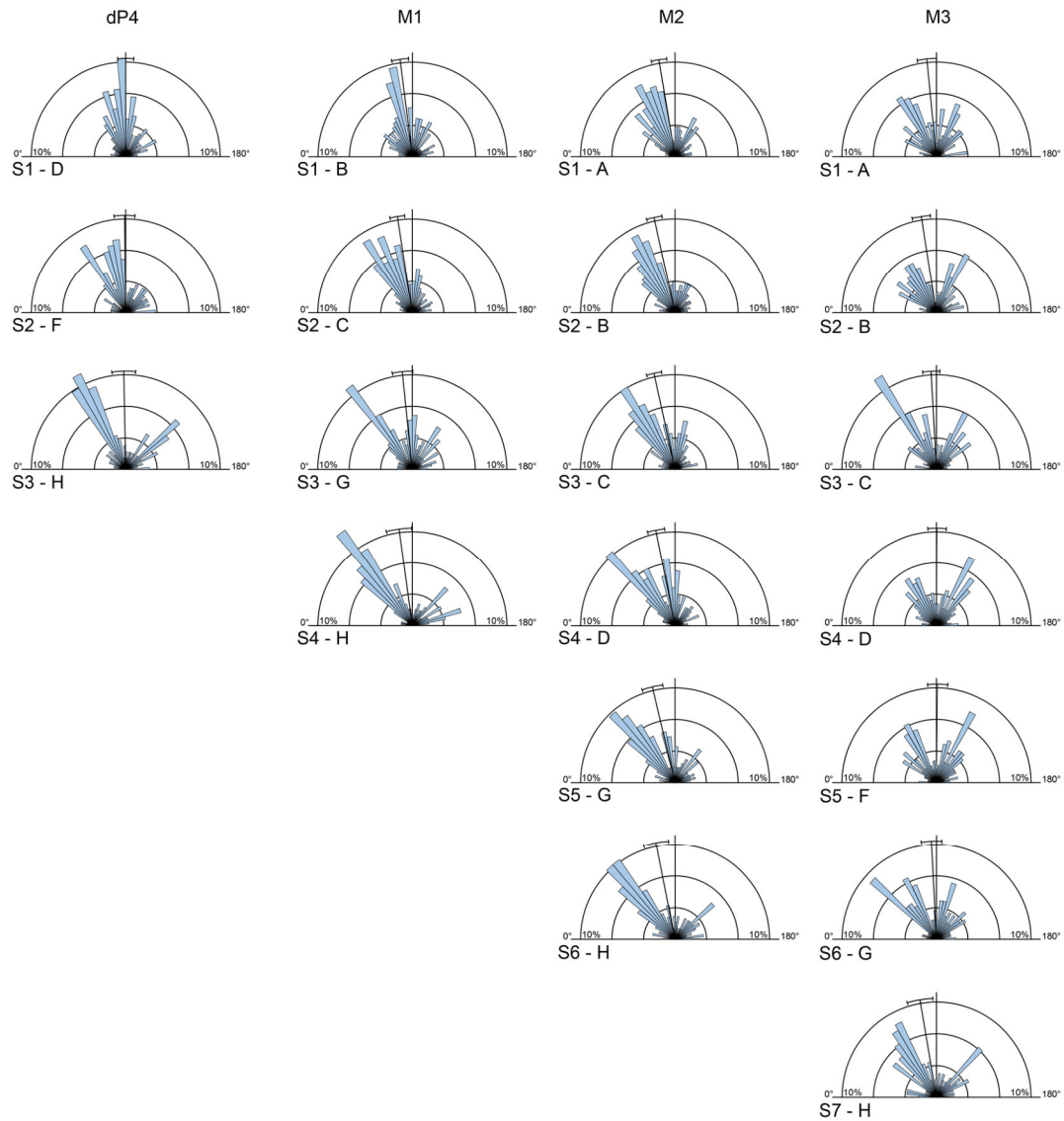
**Abb. 6-11:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der oberen Backenbezahnung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkaustadium angegeben.



**Abb. 6-12:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der unteren Backenbezahnung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkaustadium angegeben.



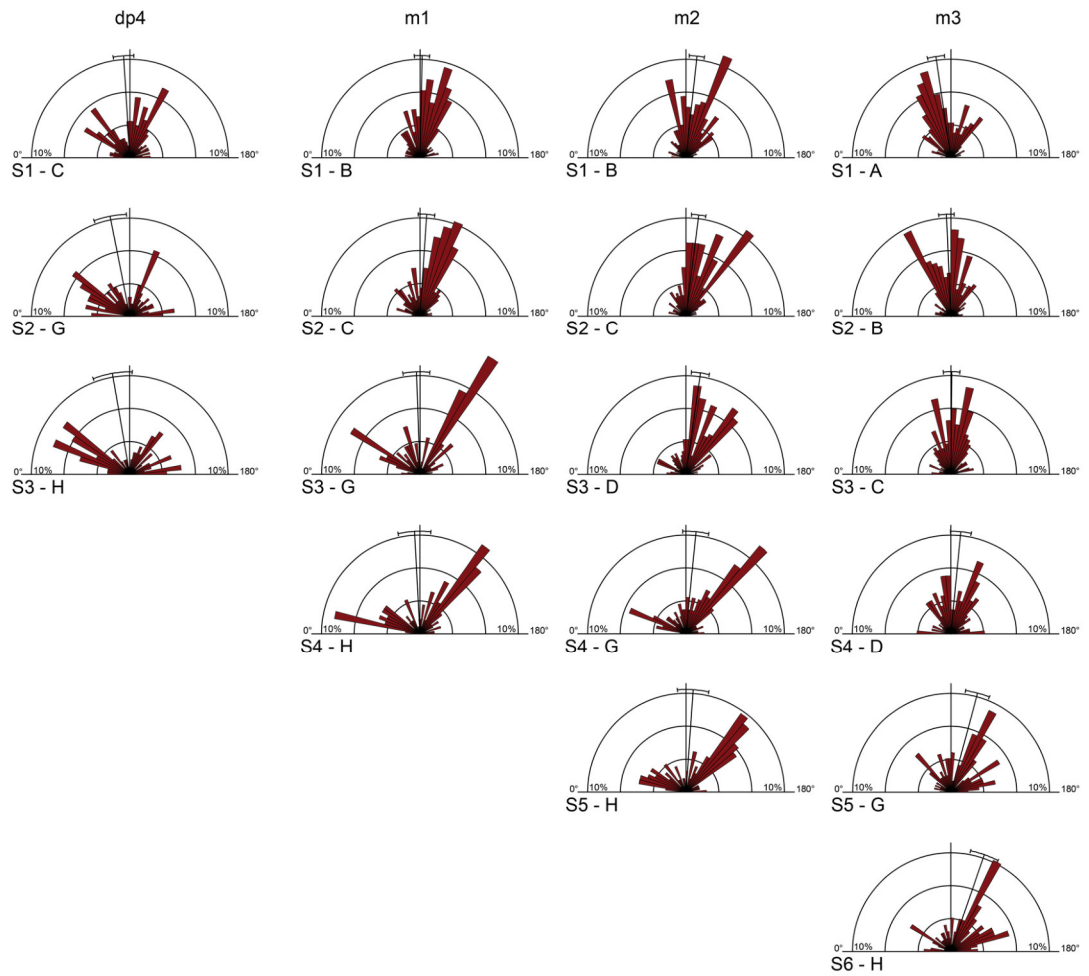
## Winkelverteilung



**Abb. 6-13:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der oberen Backenbezahnung von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkaustadium angegeben.



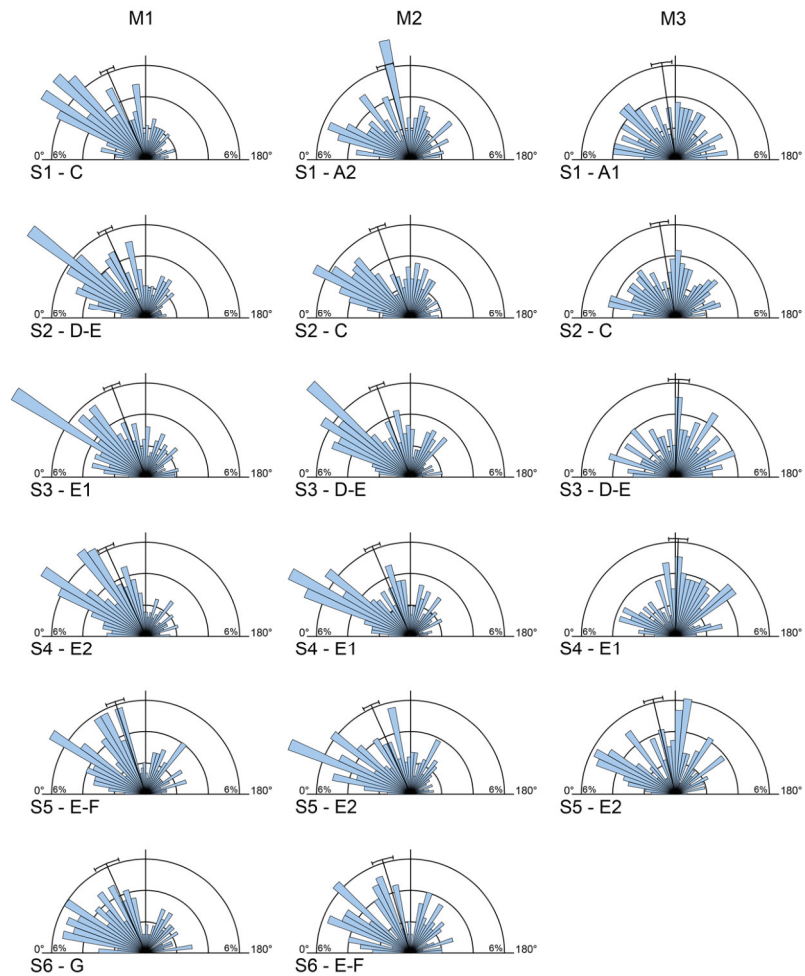
## Winkelverteilung



**Abb. 6-14:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der unteren Backenbezahnung von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkaustadium angegeben.

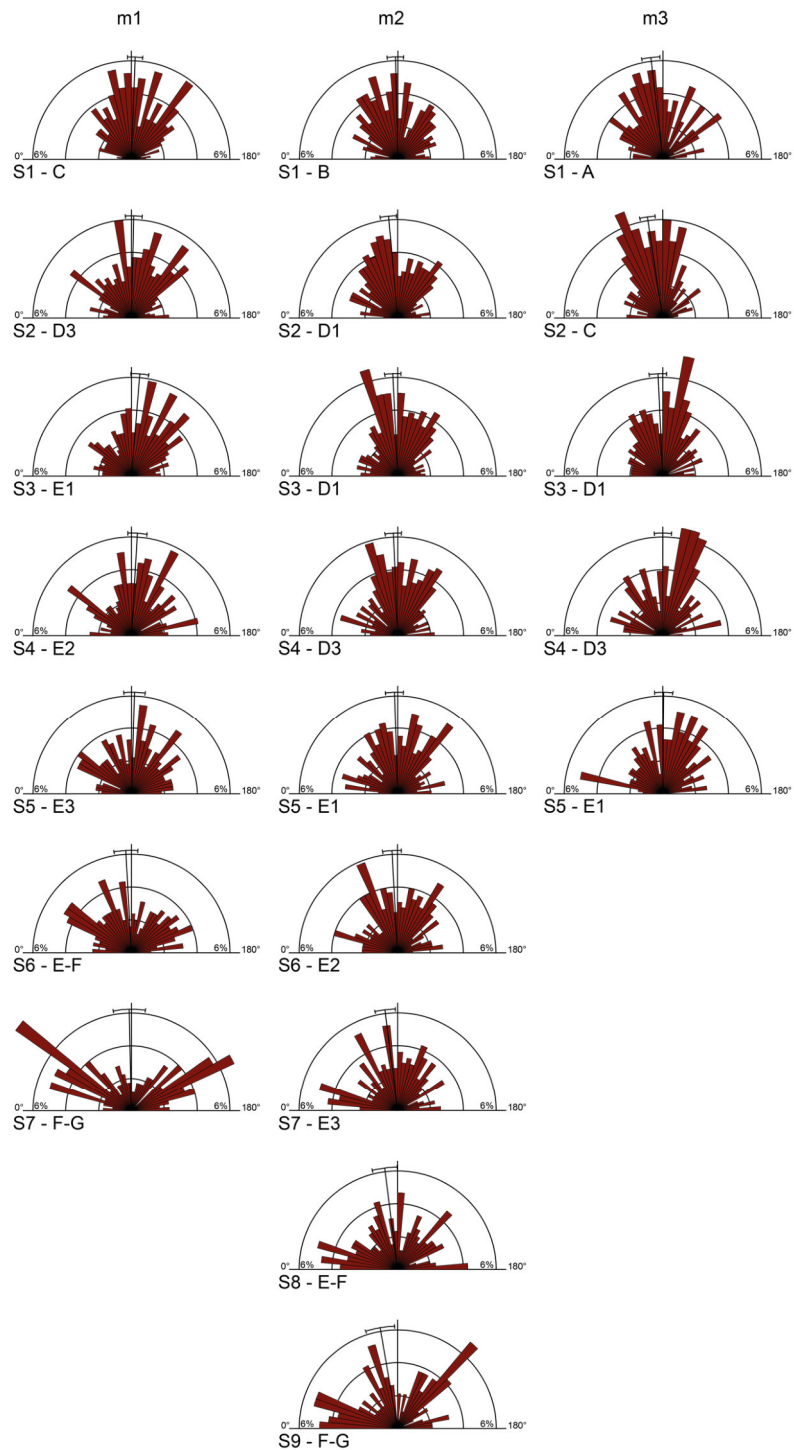
## Winkelverteilung

---



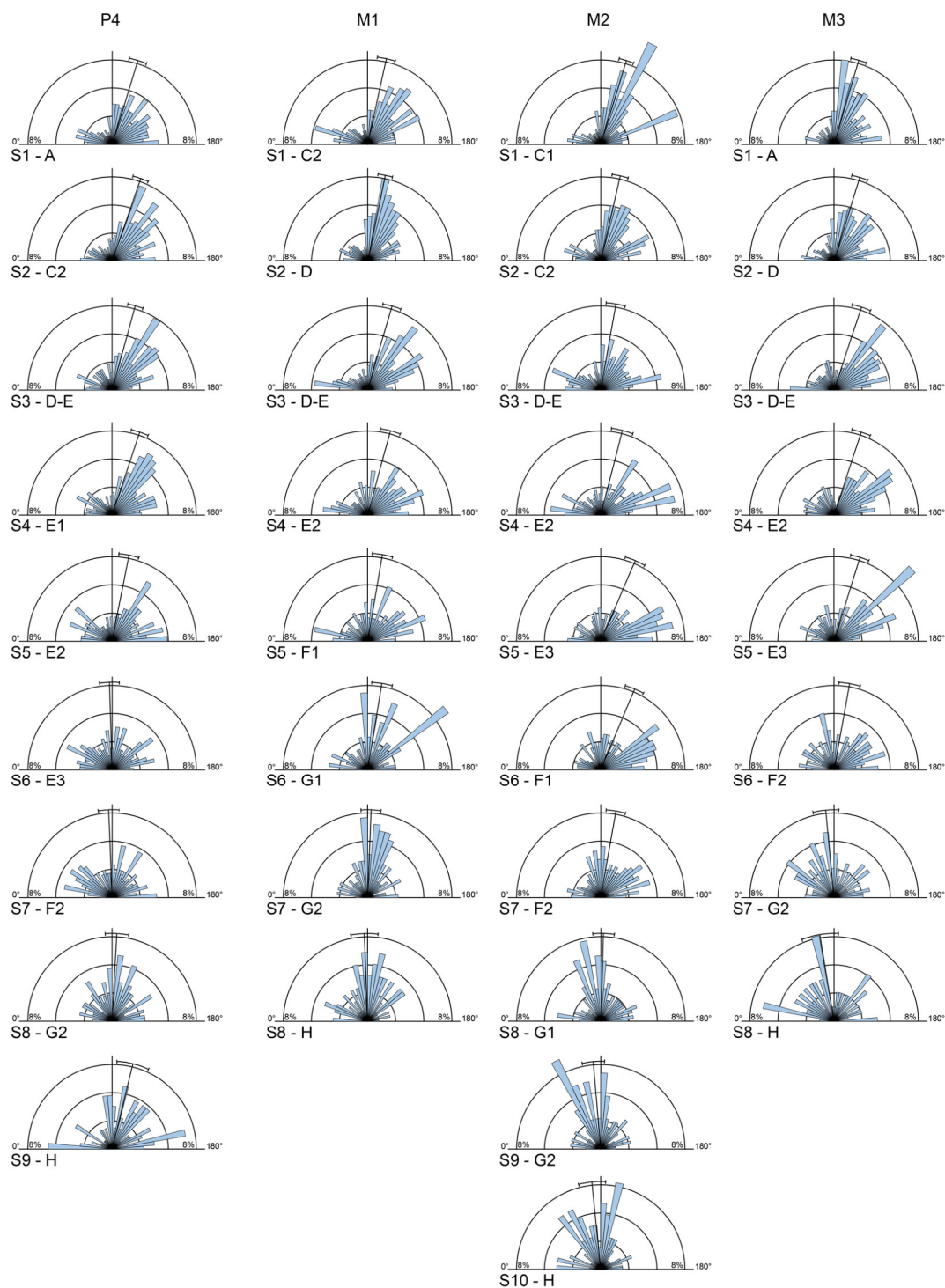
**Abb. 6-15:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der Oberkiefermolaren von STIPB M 1137 *Hystrix cristata*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkaustadium angegeben.

## Winkelverteilung



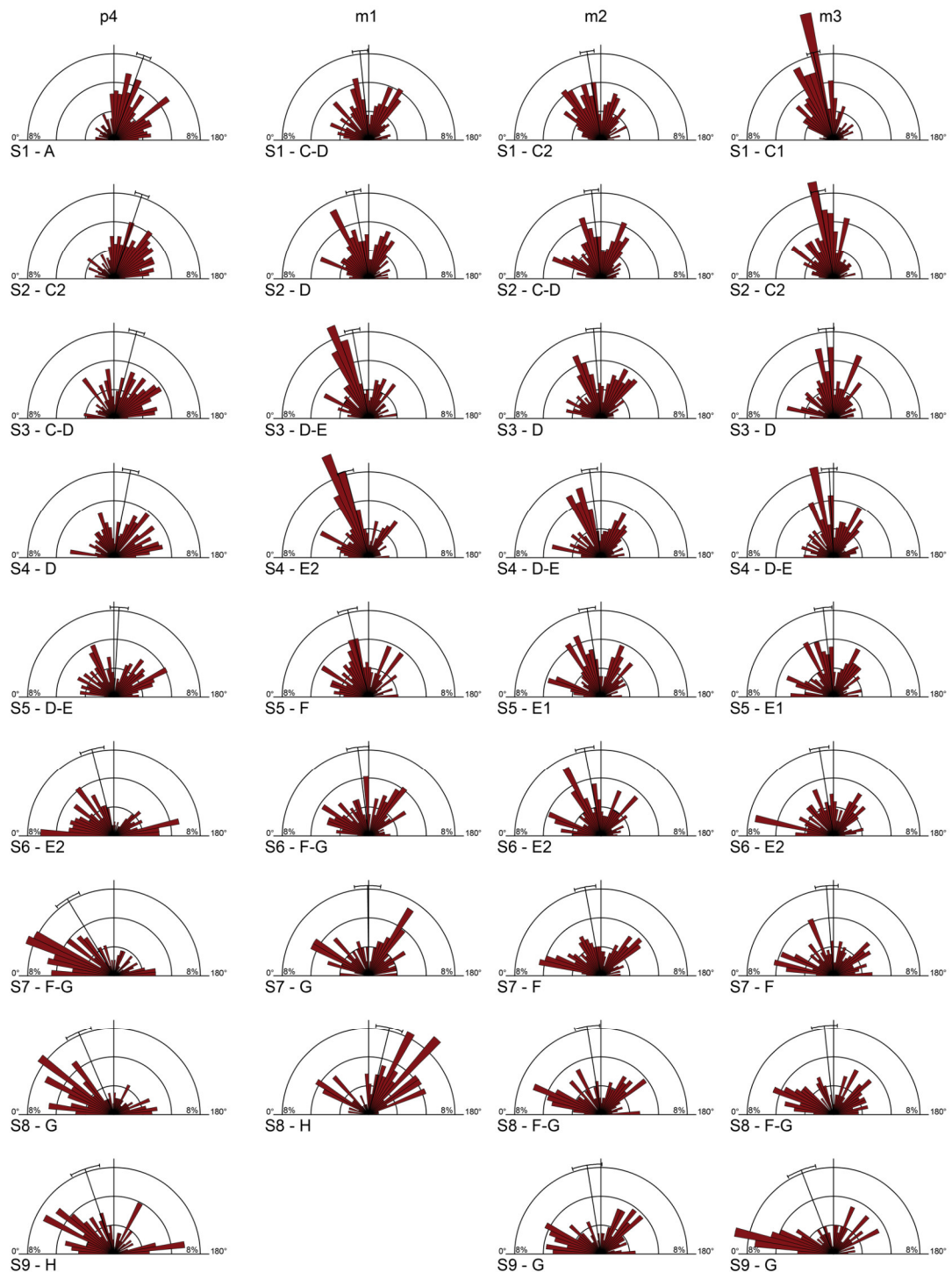
**Abb. 6-16:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der Unterkiefermolaren von STIPB M 1137 *Hystrix cristata*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkaustadium angegeben.

## Winkelverteilung



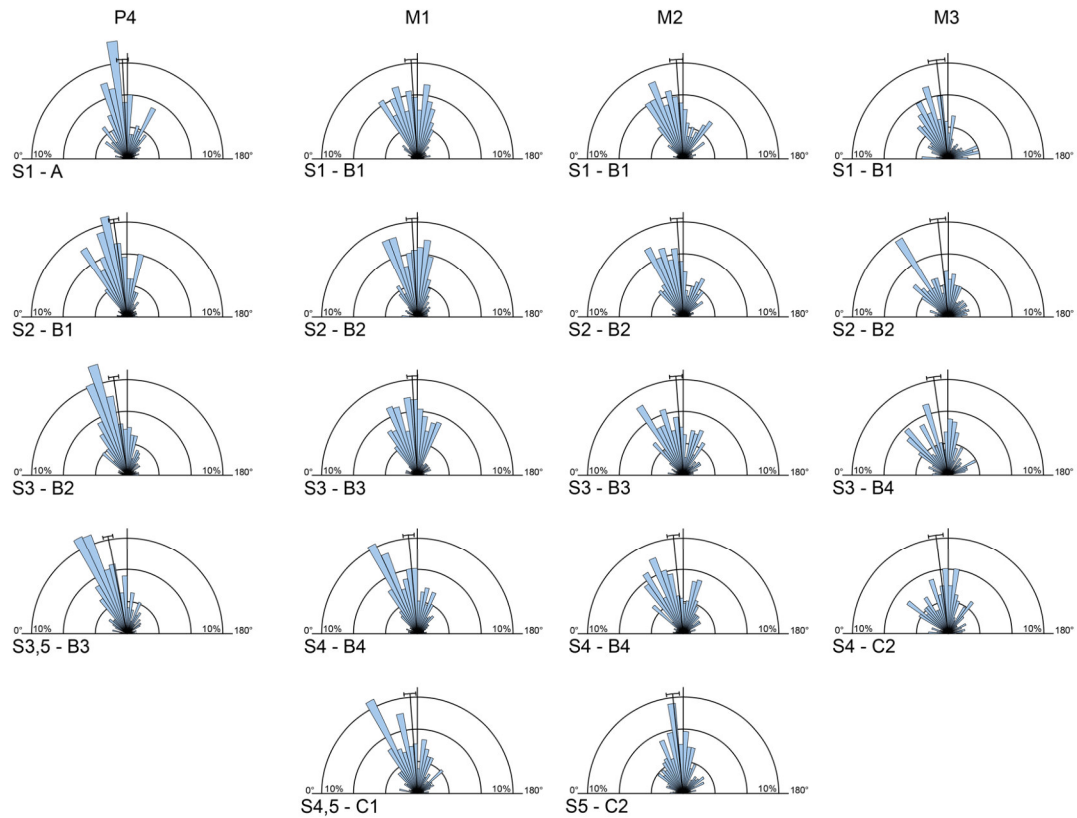
**Abb. 6-17:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der oberen Backenbezahnung von ZMH 7515 *Hystrix indica*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkastadium angegeben.

## Winkelverteilung



**Abb. 6-18:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der unteren Backenbezahnung von ZMH 7515 *Hystrix indica*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkaustadium angegeben.

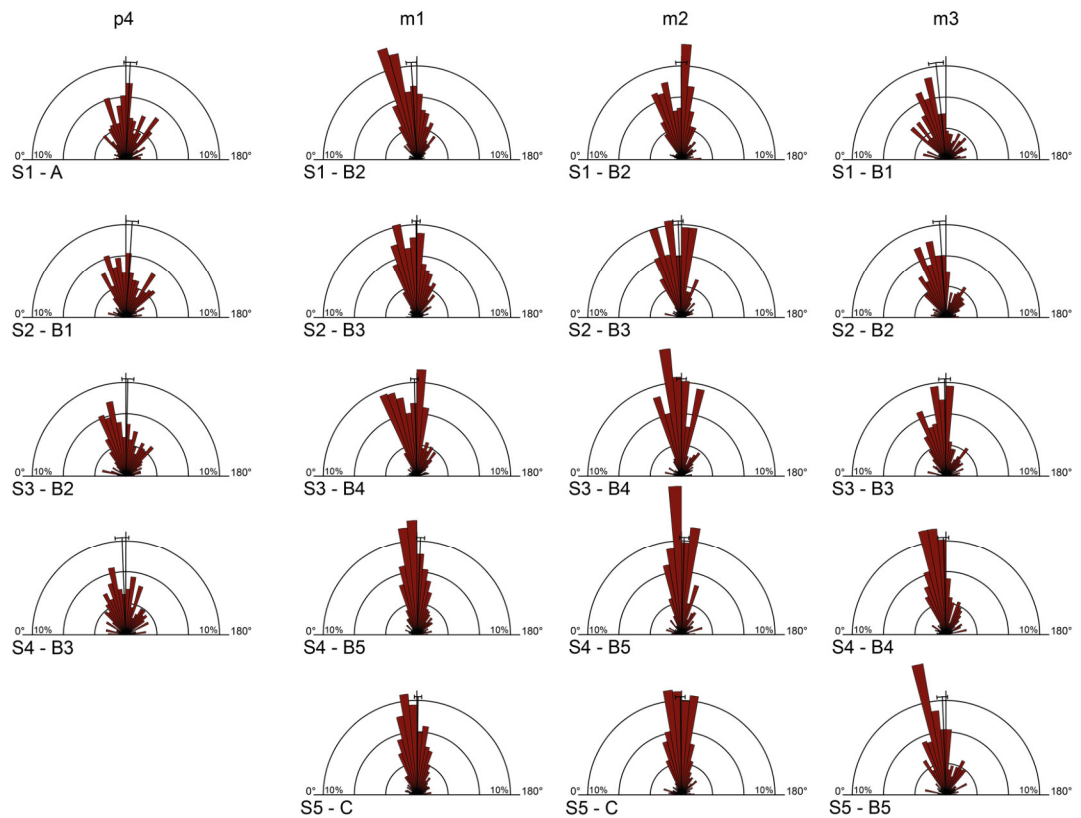
## Winkelverteilung



**Abb. 6-19:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der Oberkieferbackenbeziehung von STIPB M 3346 *Castor canadensis*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkastadium angegeben.

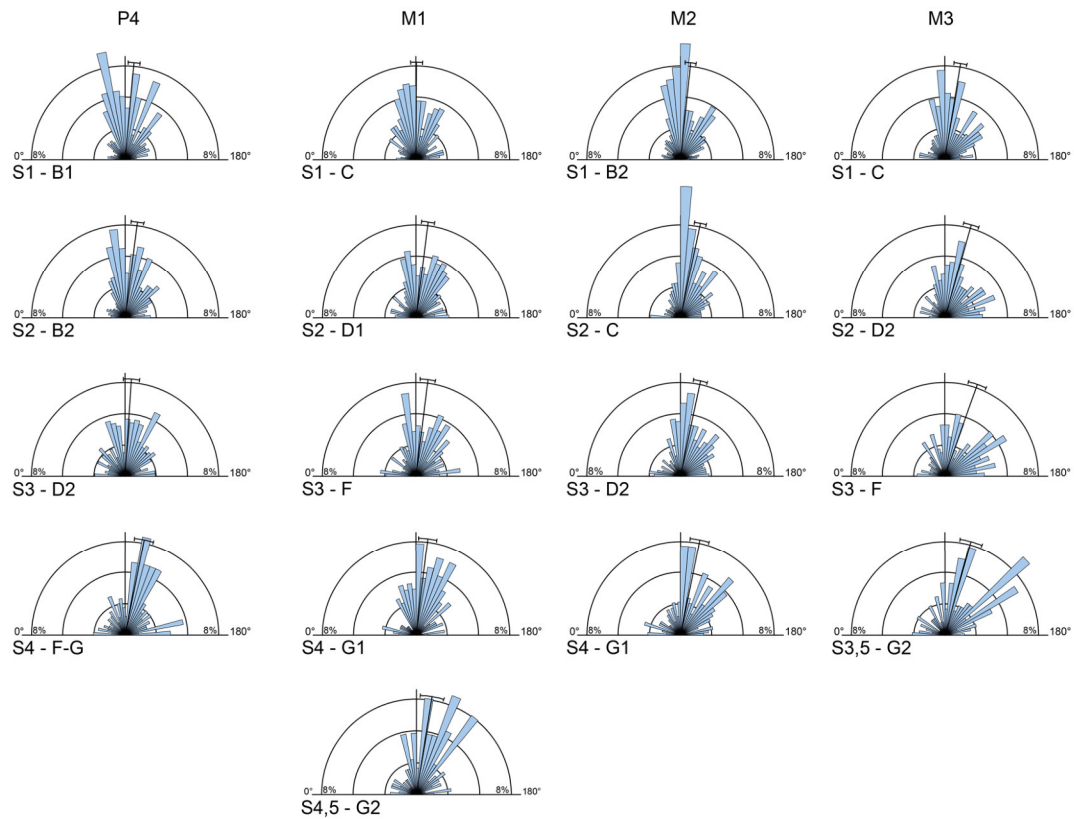


## Winkelverteilung



**Abb. 6-20:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 3346 *Castor canadensis*. Neben der Nummer der Schnittebene (S) ist auch das jeweilige Abkaustadium angegeben.

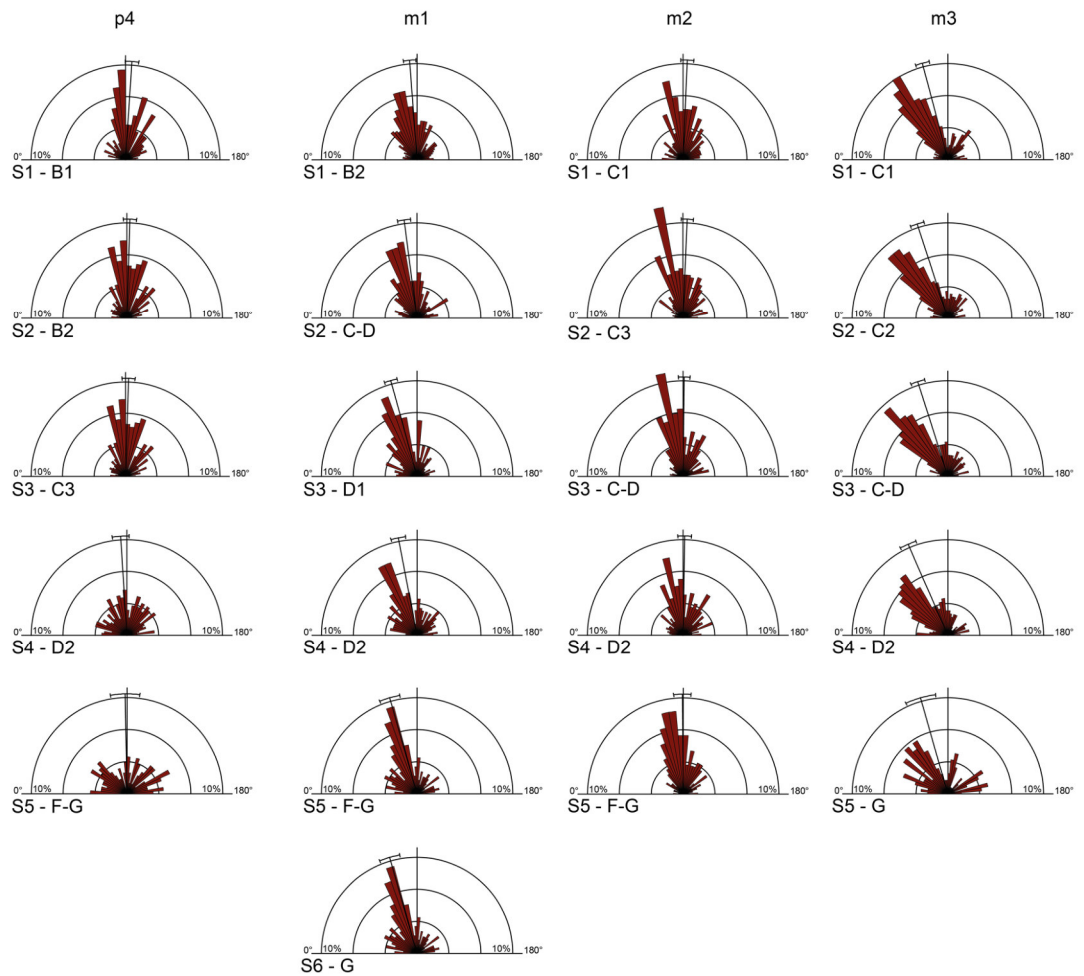
## Winkelverteilung



**Abb. 6-21:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der oberen Backenbezahnung von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber*. Neben der Schnittebene (S) ist auch das Abkaustadium angegeben. Schnittebenen mit ...,5 liegen im halben Abstand zu den übrigen Schnittebenen.

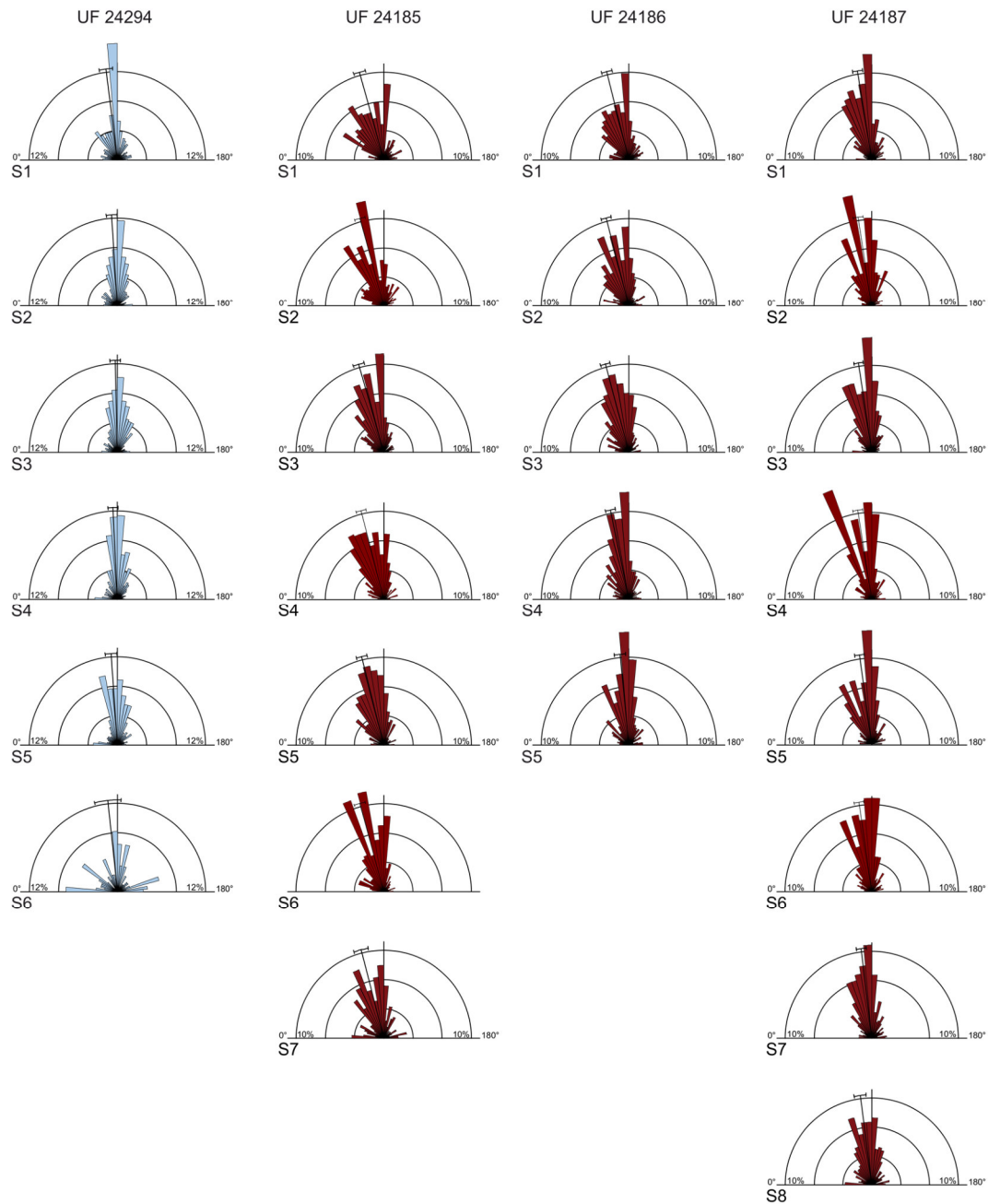


## Winkelverteilung



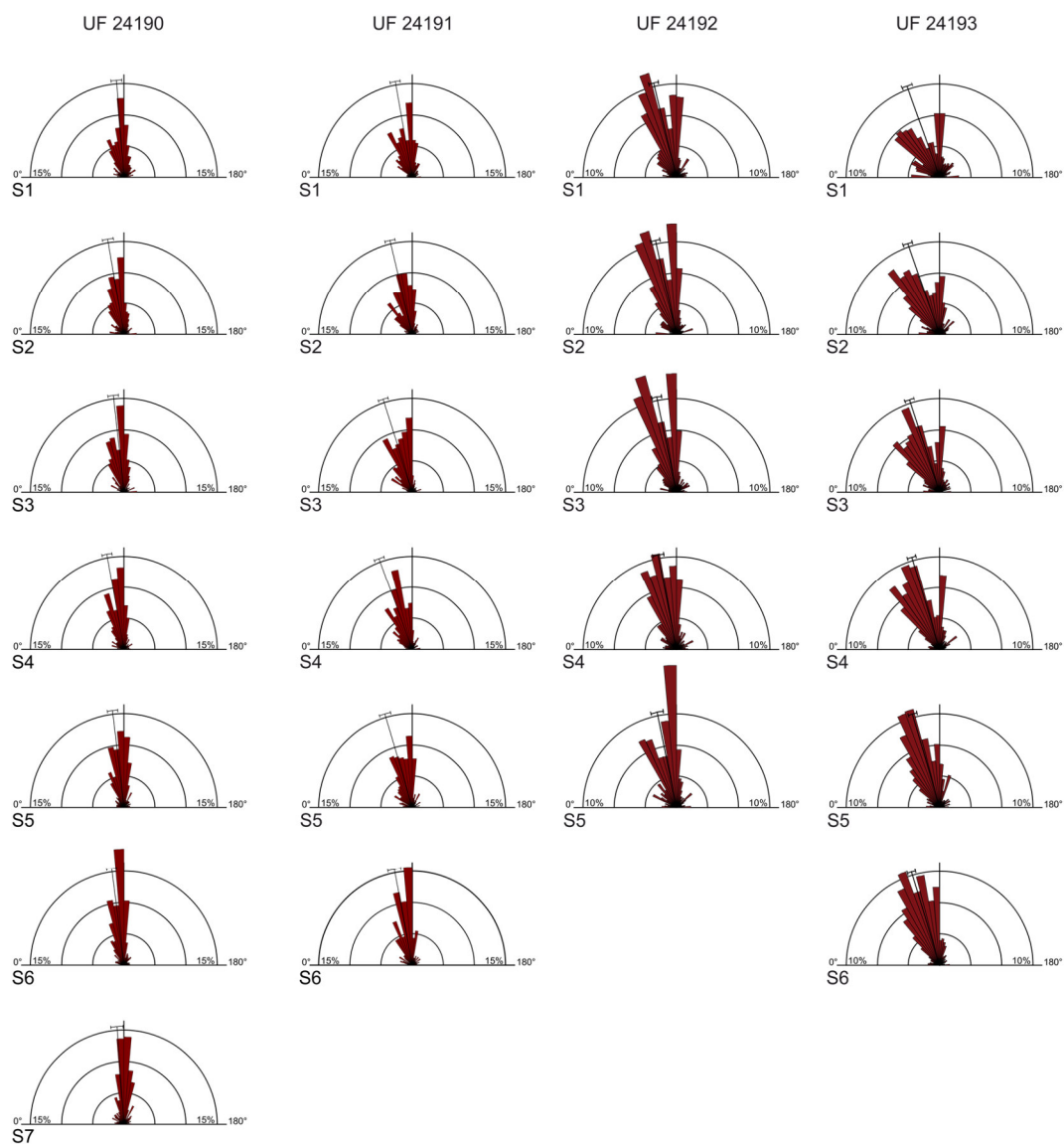
**Abb. 6-22:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der unteren Backenbeziehung von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber*. Neben der Nummer der Schnittebene ist auch das jeweilige Abkaustadium angegeben.

## Winkelverteilung



**Abb. 6-23:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel des P4 (UF 24194) und der p4 von *Mylagaulus elassos*. S bezeichnet die Schnittebene. Hellblau: Oberkiefer; Dunkelrot: Unterkiefer.

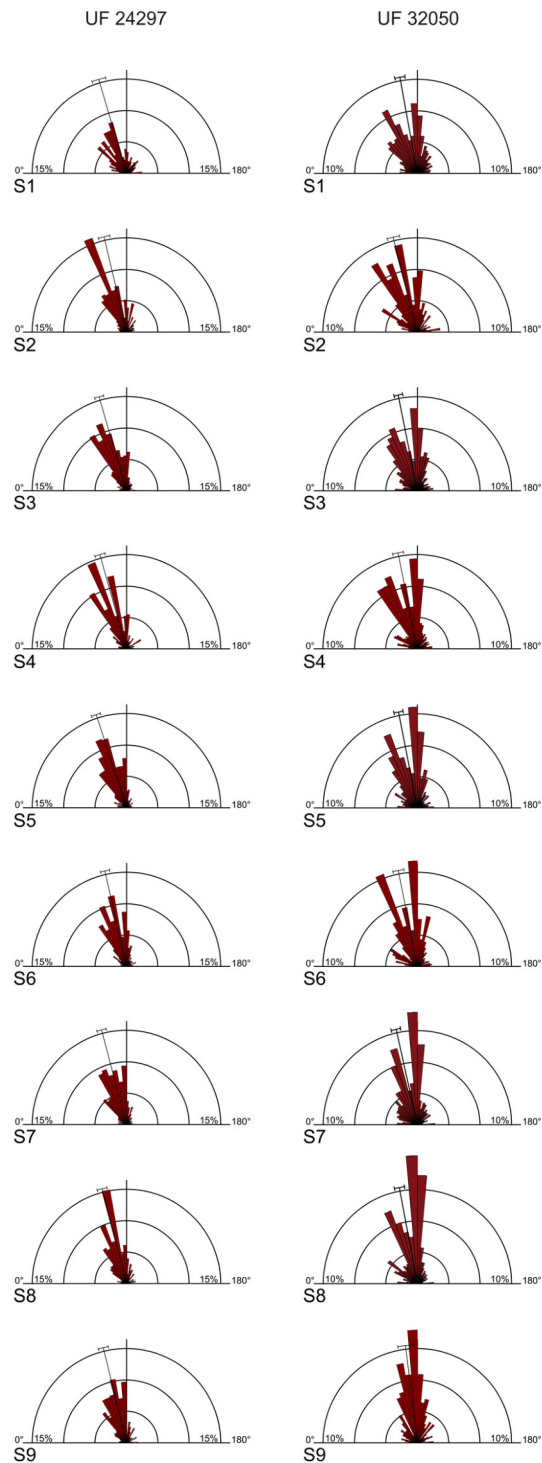
## Winkelverteilung



**Abb. 6-24:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der p4 von *Mylagaulus elassos*, Fortsetzung von Abb. 6-23.

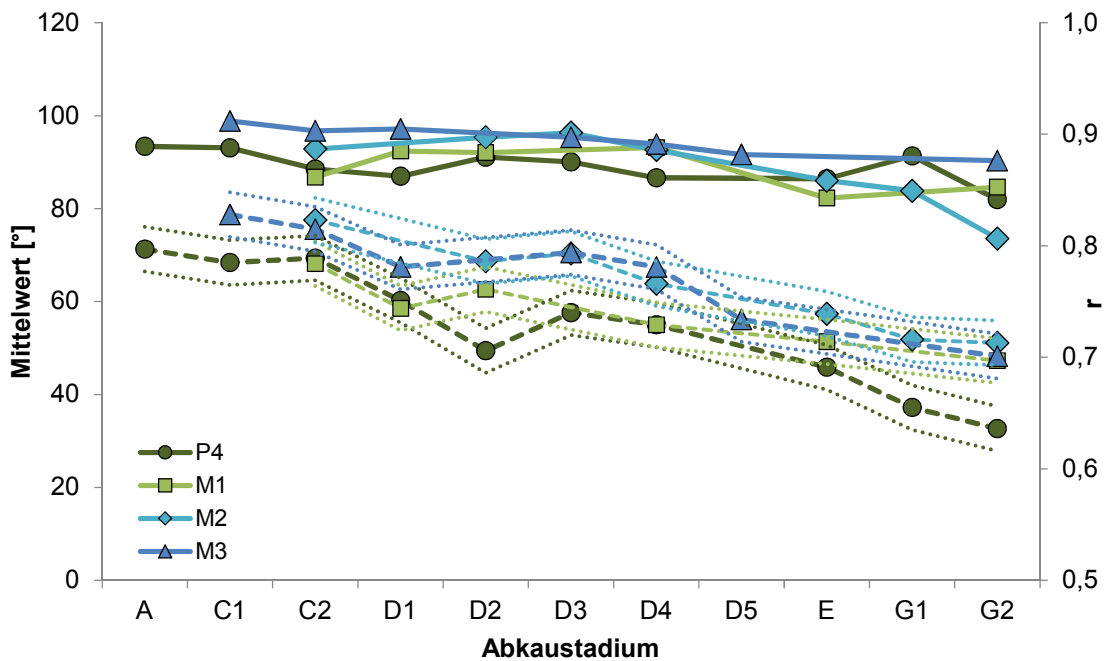
## Winkelverteilung

---

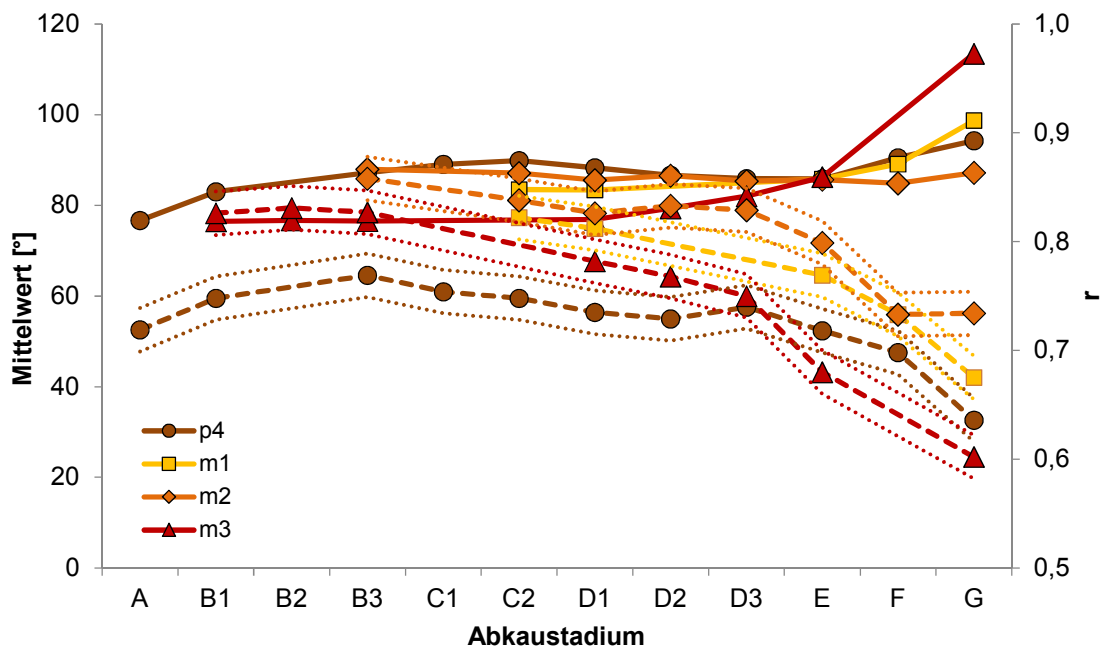


**Abb. 6-25:** Richtungsrosen der Schmelzbandwinkel der p4 von *Mylogaulus elassos*, Fortsetzung von **Abb. 6-23**.

## Winkelverteilung

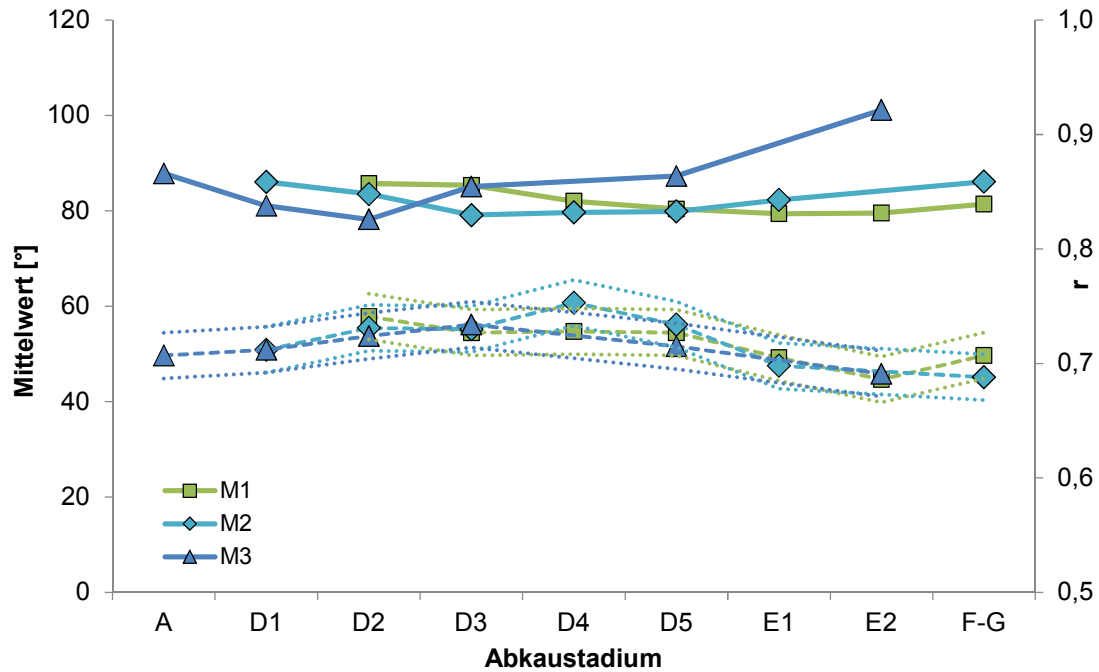


**Abb. 6-26:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und  $r$  (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Oberkieferbackenbeziehung von ZMH 3572 *Cuniculus paca* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

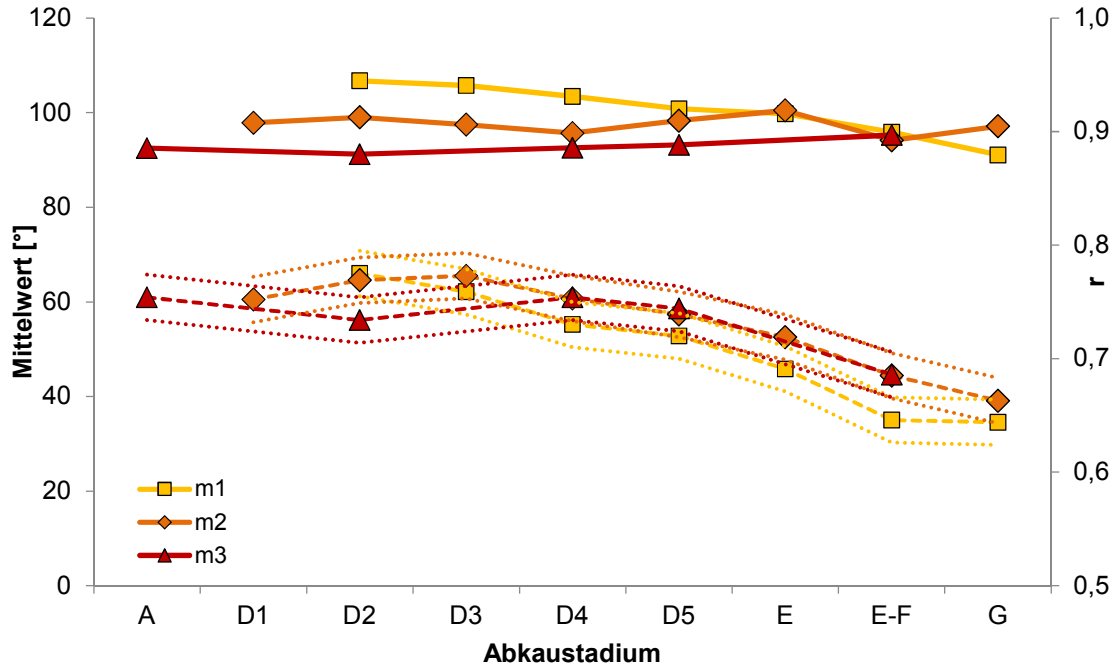


**Abb. 6-27:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und  $r$  (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Unterkieferbackenbeziehung von ZMH 3572 *Cuniculus paca* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

## Winkelverteilung

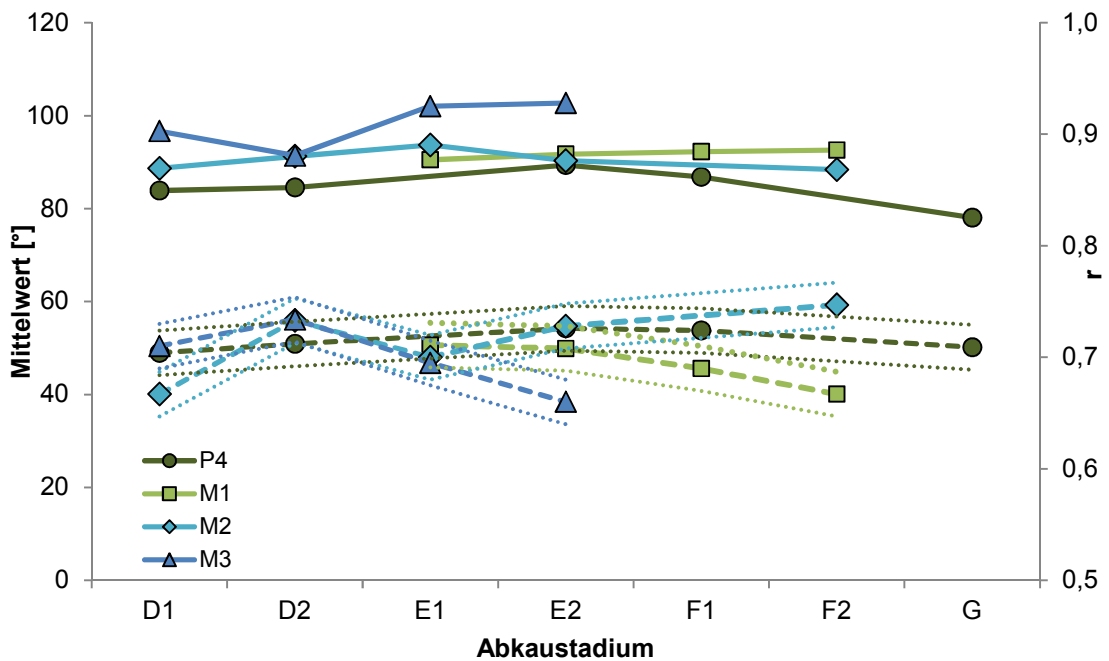


**Abb. 6-28:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und  $r$  (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Oberkieferbackenbeziehung von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

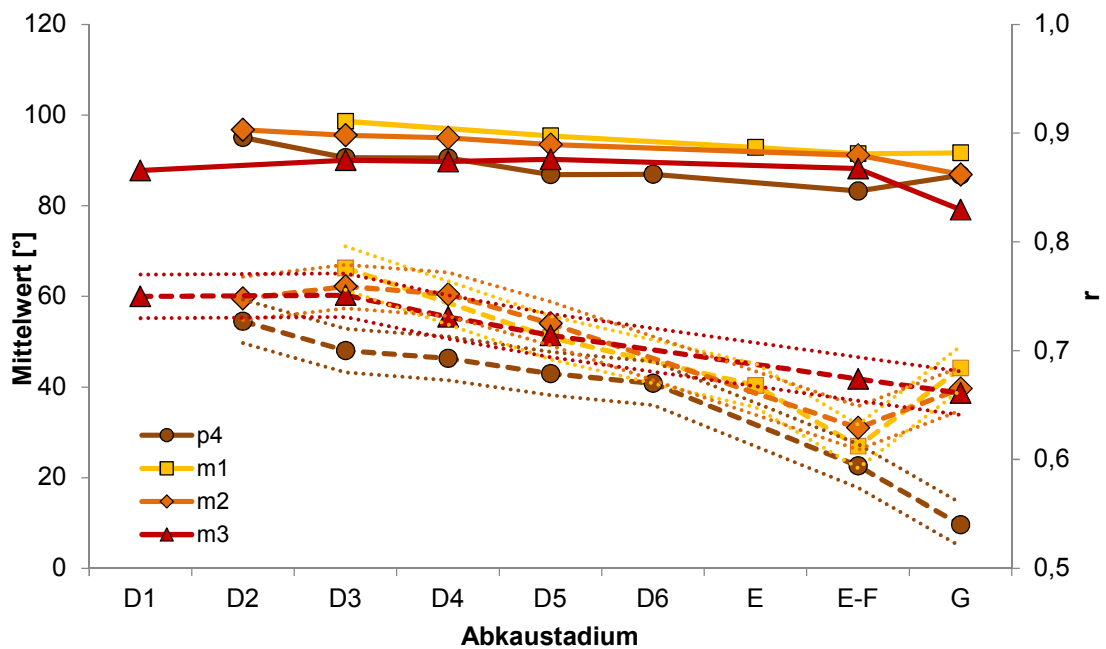


**Abb. 6-29:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und  $r$  (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Unterkieferbackenbeziehung von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspannen an.

## Winkelverteilung

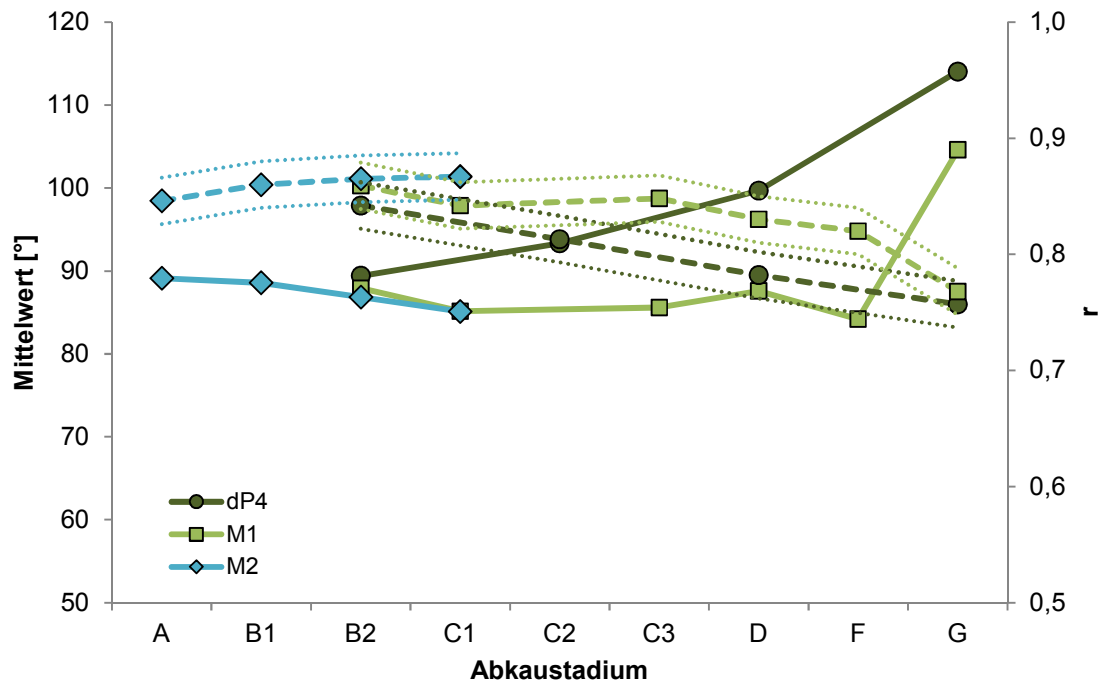


**Abb. 6-30:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und r (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* mit zunehmender Abkantung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

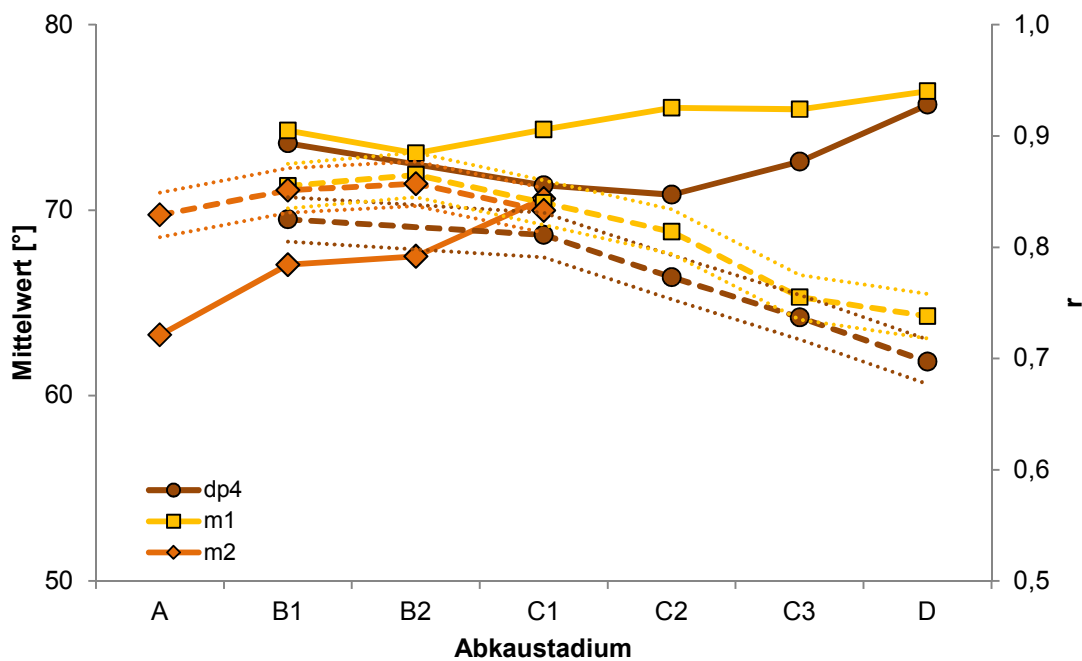


**Abb. 6-31:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und r (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* mit zunehmender Abkantung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

## Winkelverteilung



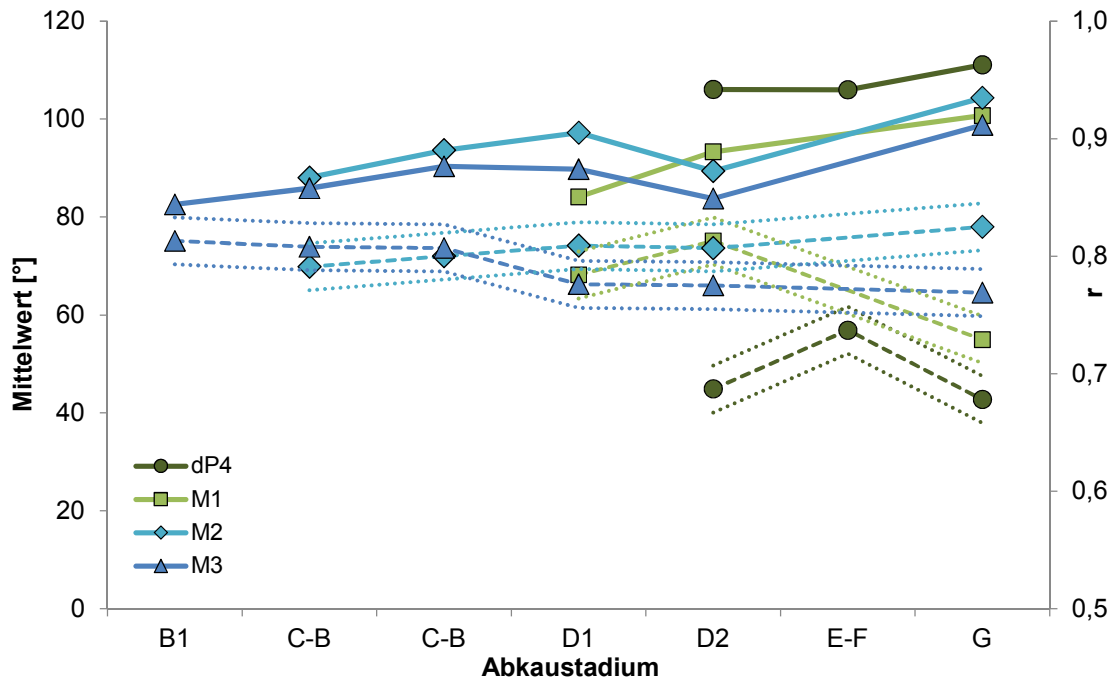
**Abb. 6-32:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und r (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.



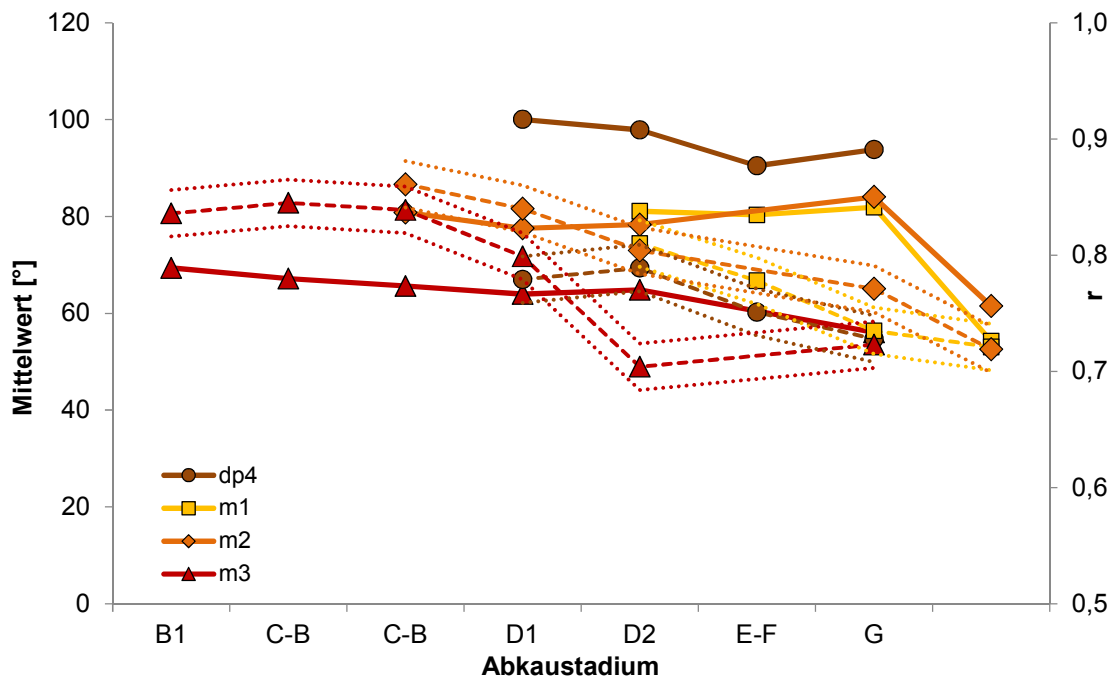
**Abb. 6-33:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und r (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.



## Winkelverteilung

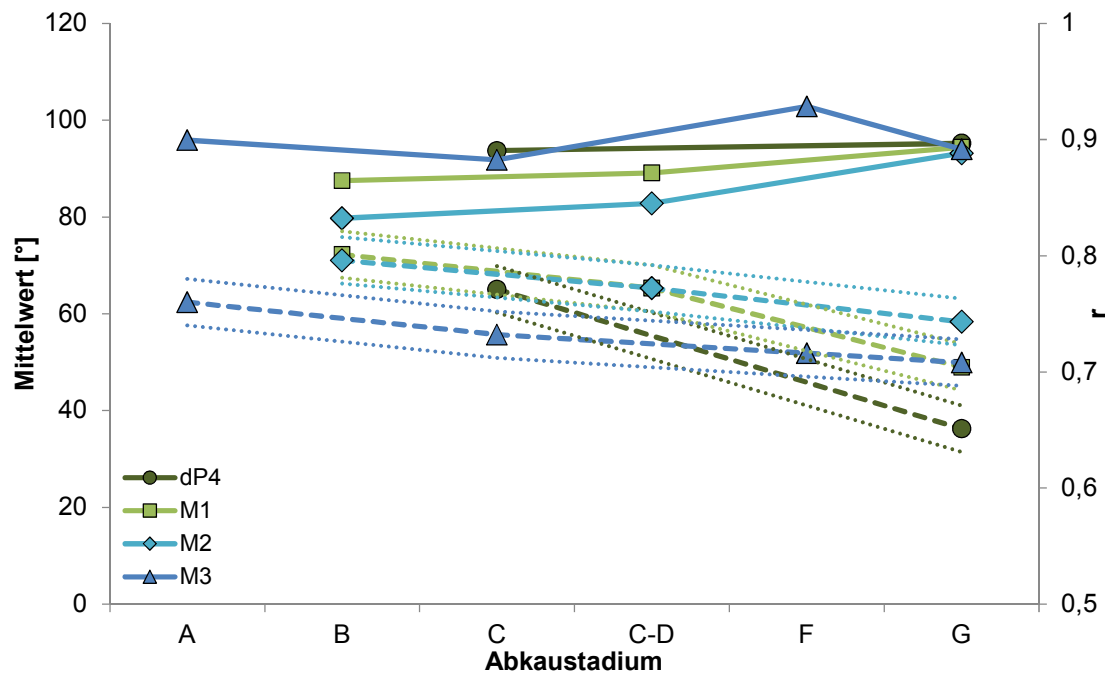


**Abb. 6-34:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und  $r$  (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Oberkieferbackenbeziehung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

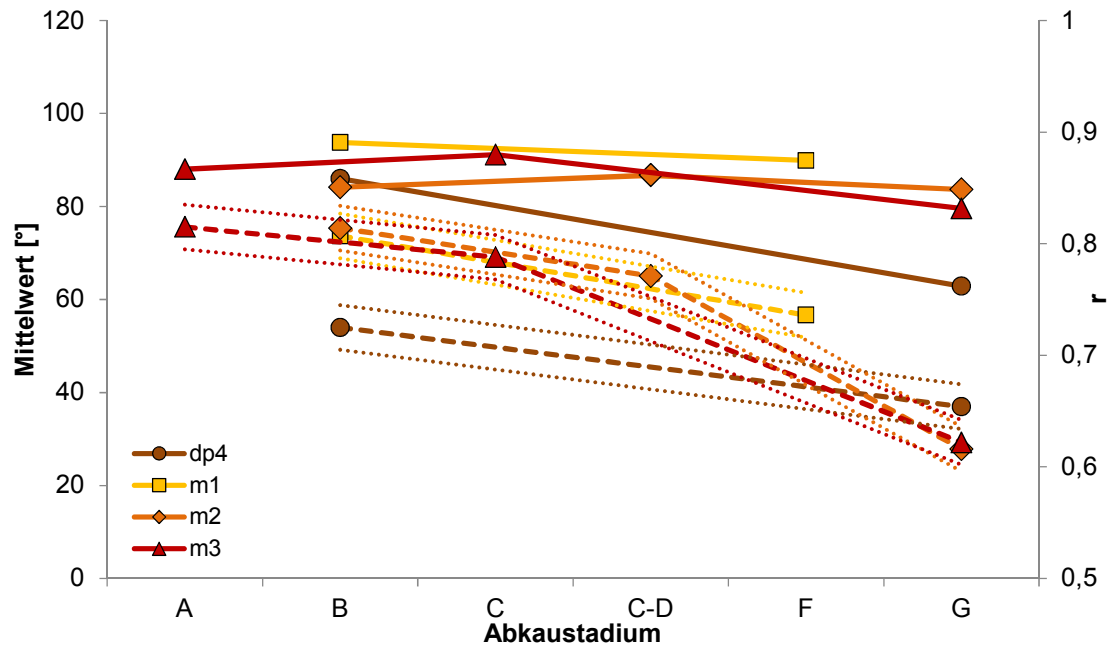


**Abb. 6-35:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und  $r$  (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Unterkieferbackenbeziehung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.

## Winkelverteilung

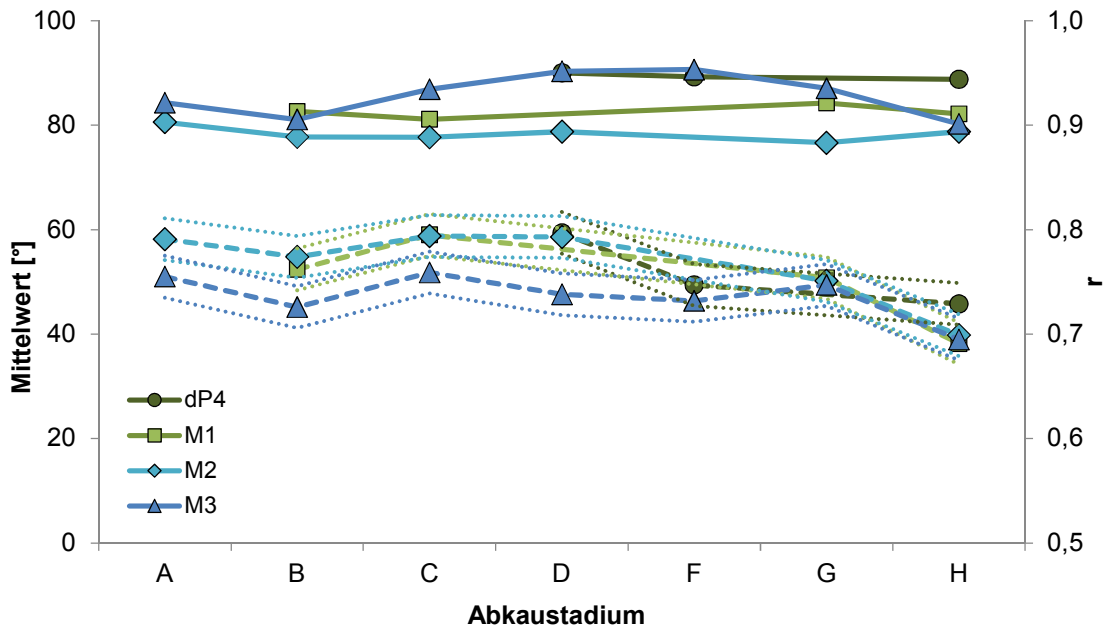


**Abb. 6-36:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und  $r$  (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspannen an.

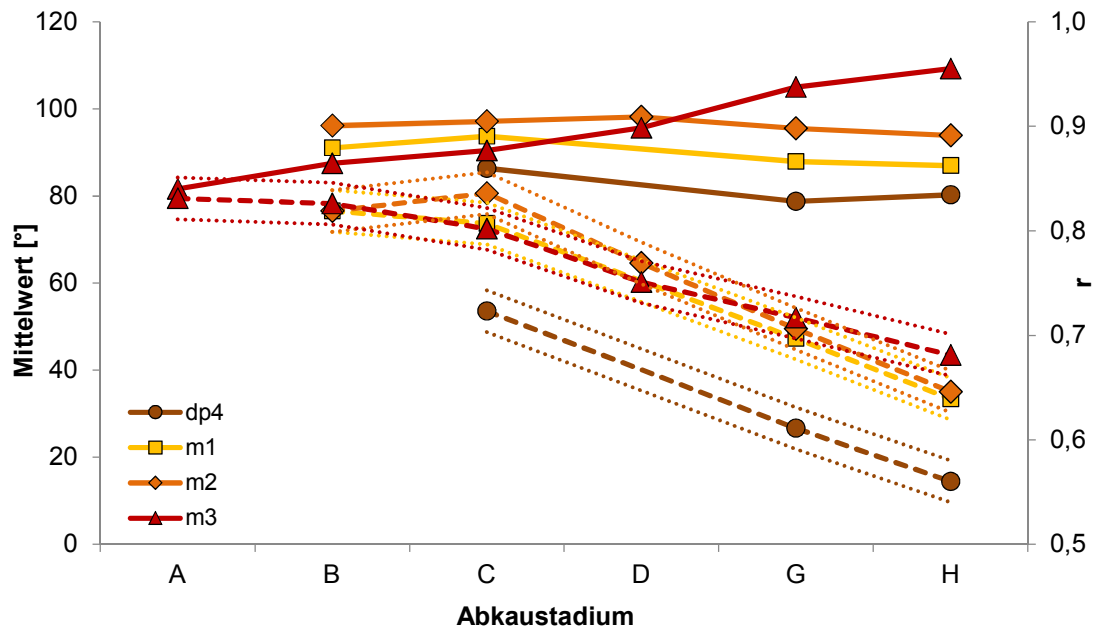


**Abb. 6-37:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und  $r$  (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspannen an.

## Winkelverteilung

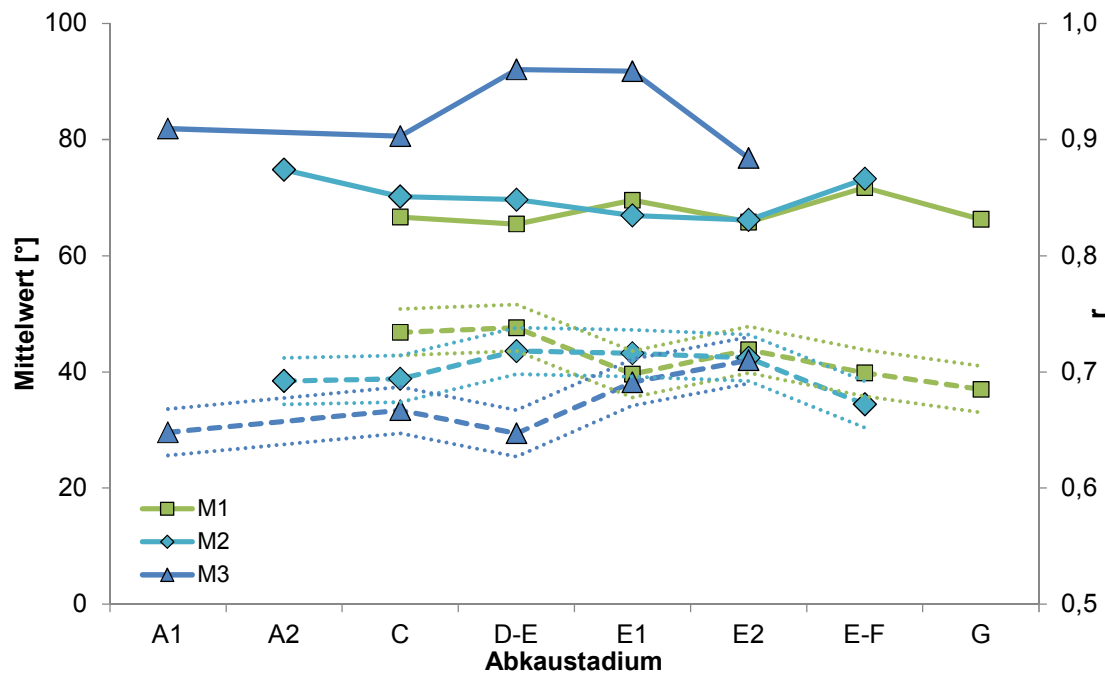


**Abb. 6-38:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und  $r$  (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Oberkieferbackenbeziehung von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspannen an.

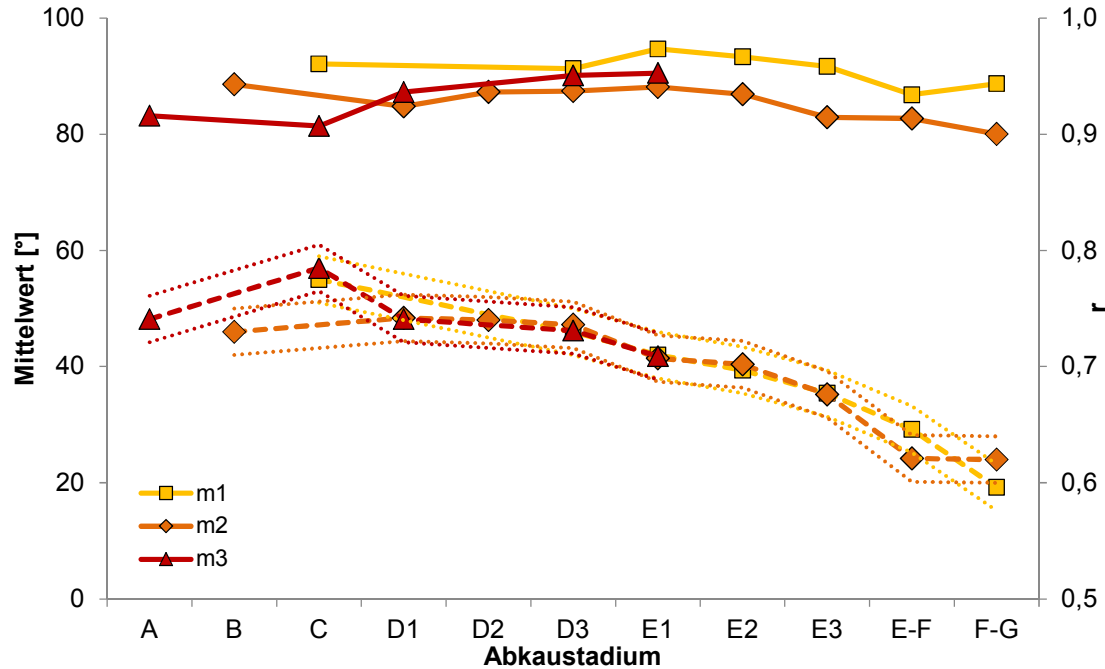


**Abb. 6-39:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und  $r$  (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Unterkieferbackenbeziehung von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspannen an.

## Winkelverteilung

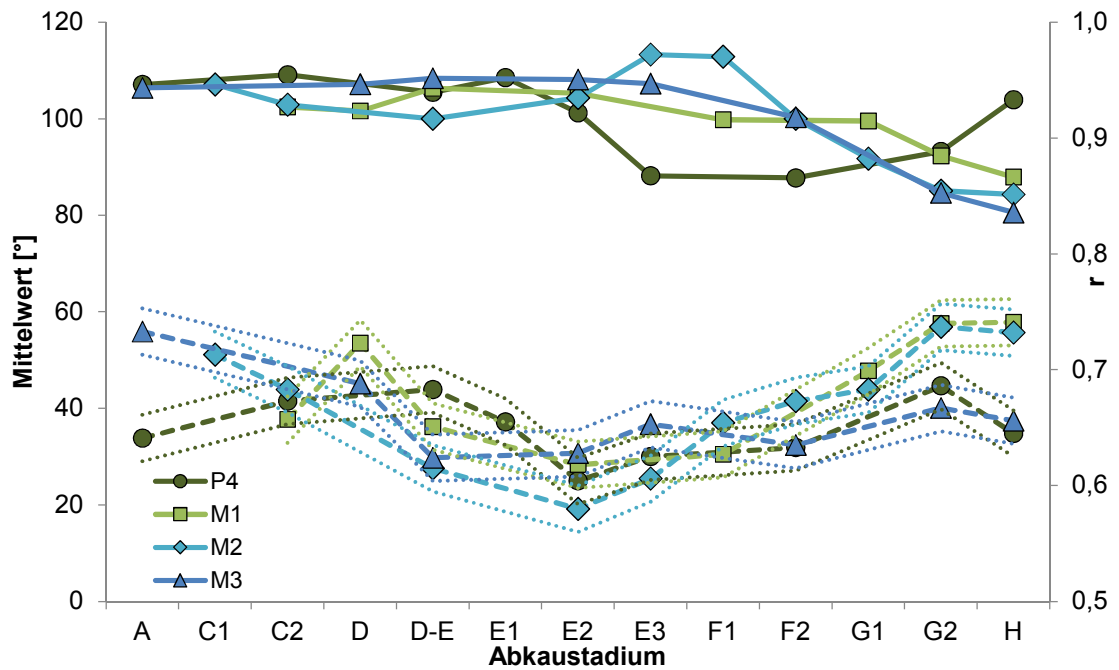


**Abb. 6-40:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und  $r$  (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspannen an.

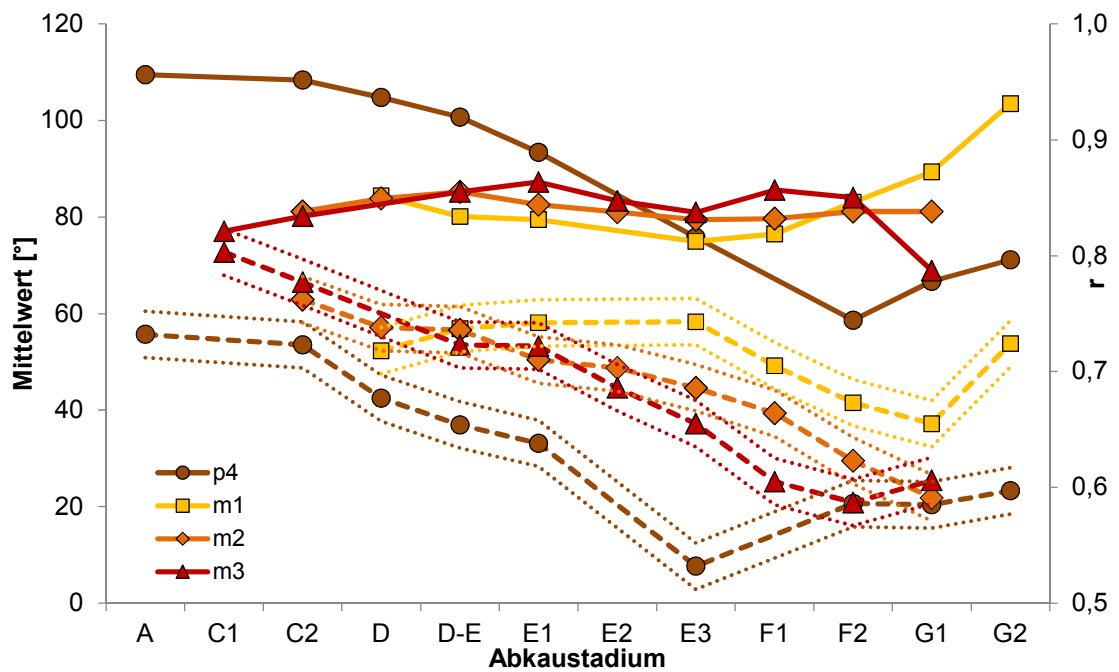


**Abb. 6-41:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und  $r$  (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspannen an.

## Winkelverteilung

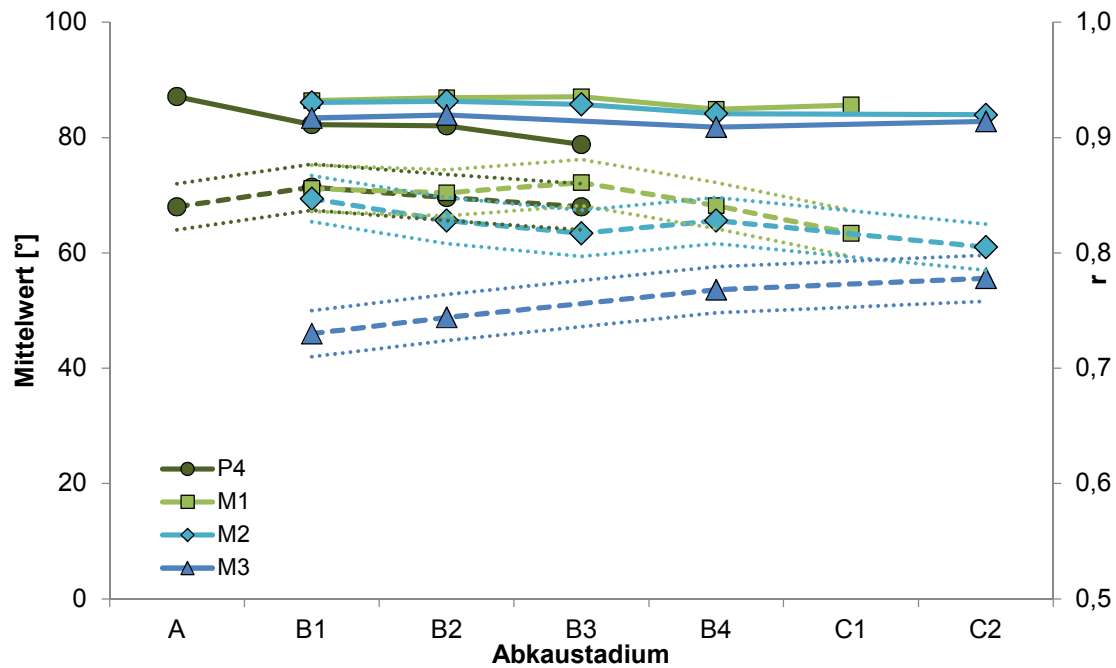


**Abb. 6-42:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und r (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Oberkieferbackenbeziehung von ZMH 7515 *Hystrix indica* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspannen an.

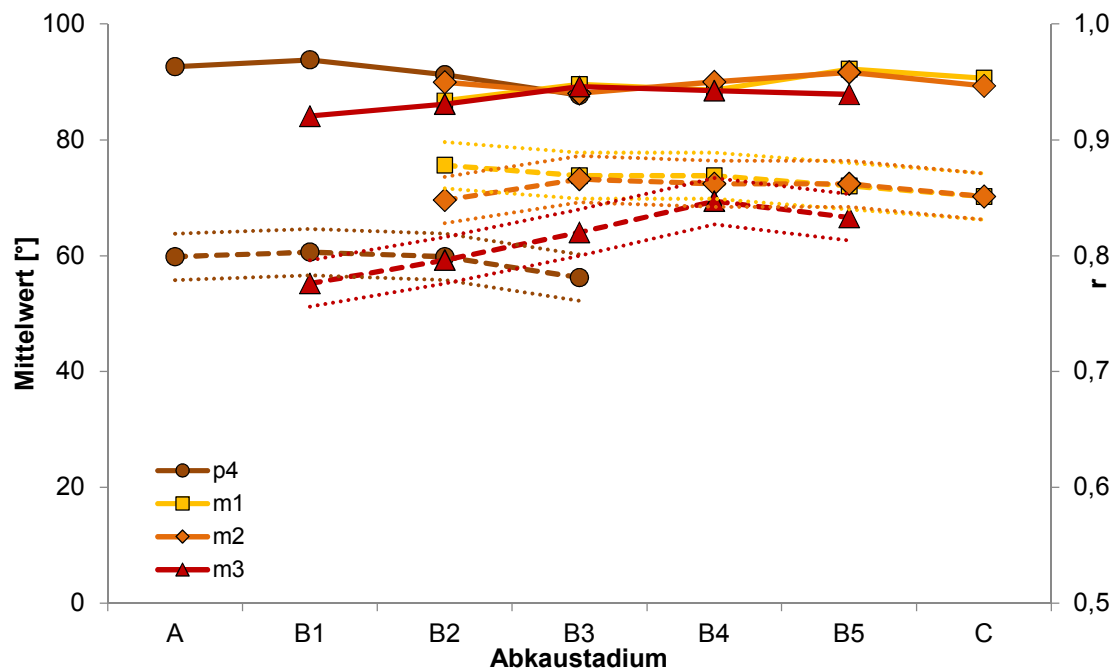


**Abb. 6-43:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und r (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Unterkieferbackenbeziehung von ZMH 7515 *Hystrix indica* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspannen an.

## Winkelverteilung

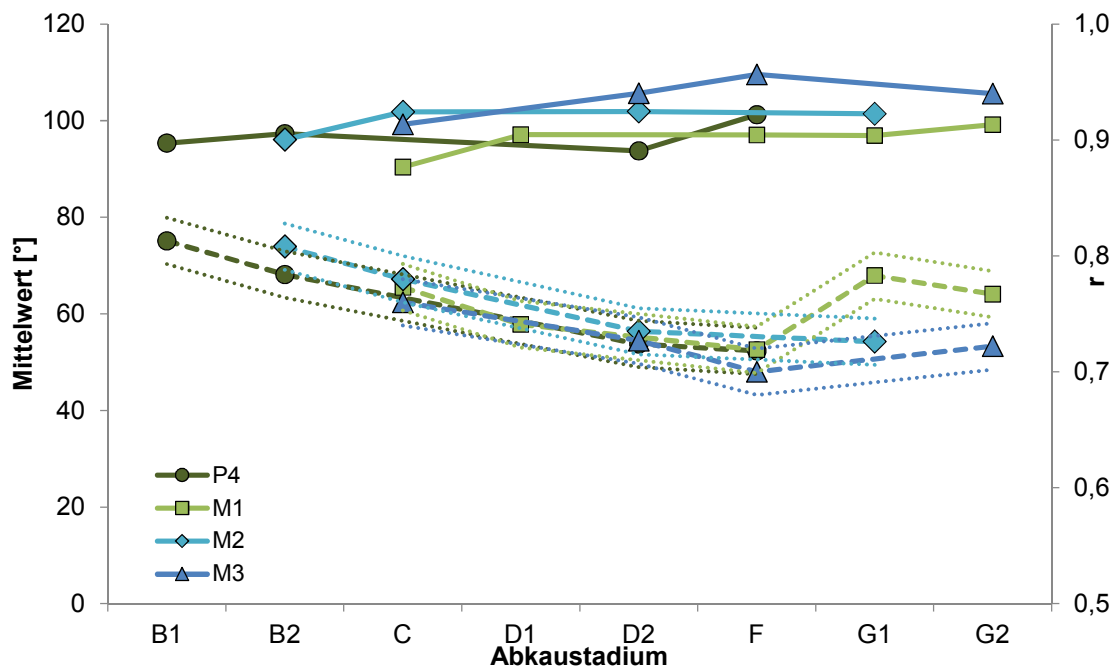


**Abb. 6-44:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und r (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 3346 *Castor canadensis* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspannen an.

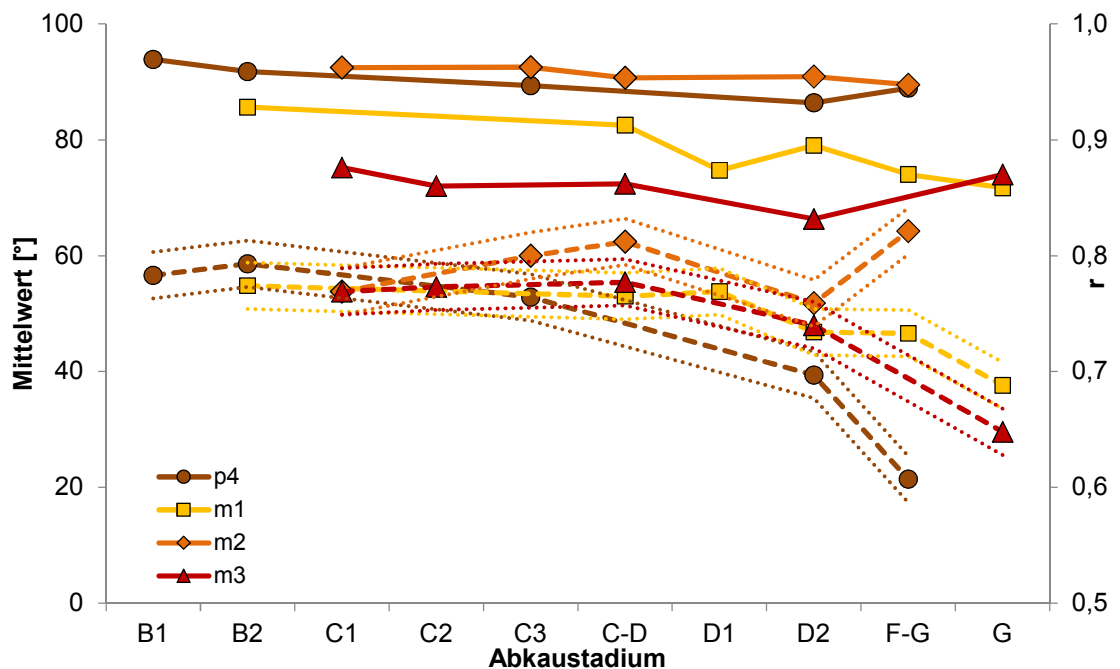


**Abb. 6-45:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und r (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 3346 *Castor canadensis* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspannen an.

## Winkelverteilung

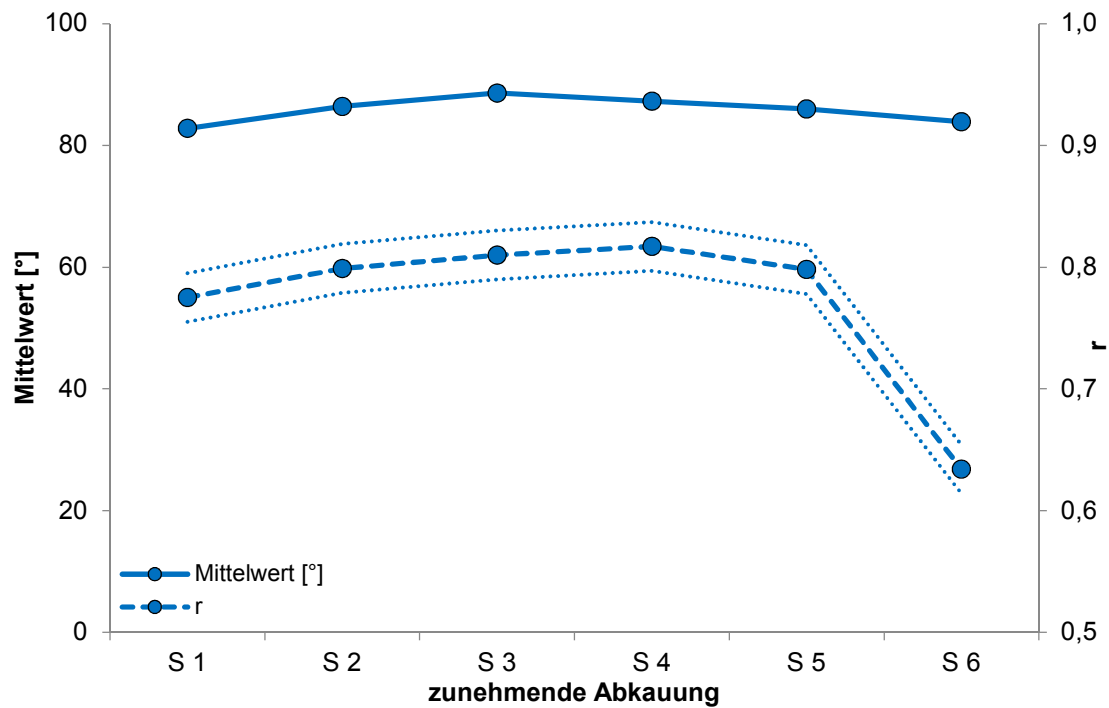


**Abb. 6-46:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und r (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Oberkieferbackenbeziehung von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspannen an.

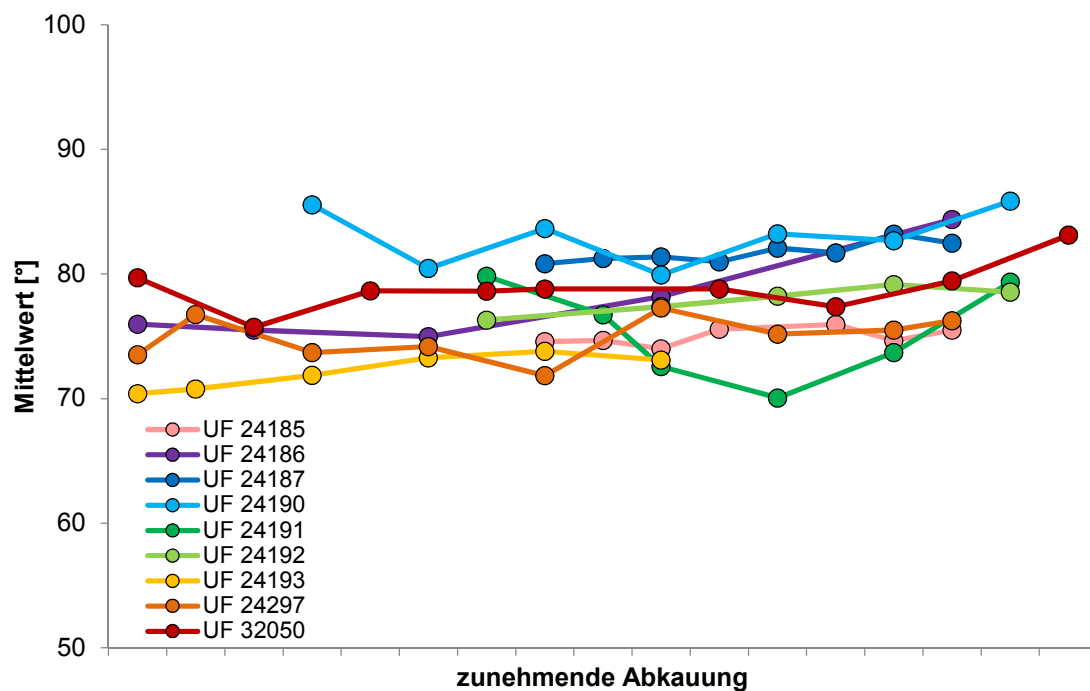


**Abb. 6-47:** Mittelwert [°] (durchgezogene Linie) und r (gestrichelte Linie) der Schmelzbandwinkel der Unterkieferbackenbeziehung von STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien gebe die Fehlerspannen an.

## Winkelverteilung



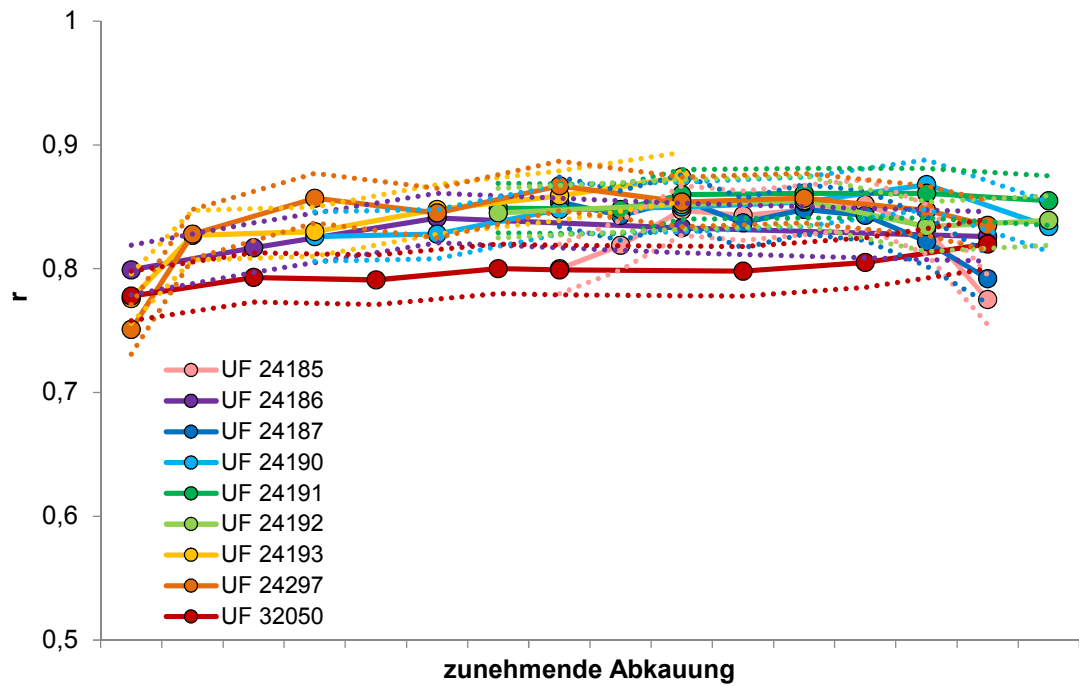
**Abb. 6-48:** Verlauf des Mittelwerts und r der Schmelzbandwinkel des P4 UF 24194 *Mylagaulus elassos* mit zunehmender Abkattung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspanne an.



**Abb. 6-49:** Verlauf des Mittelwerts der Schmelzbandwinkel der p4 von *Mylagaulus elassos* mit zunehmender Abkattung.



# Winkelverteilung



**Abb. 6-50:** Verlauf von  $r$  der Schmelzbandwinkel der p4 von *Mylagaulus elassos* mit zunehmender Abkautung. Die gepunkteten Linien geben die Fehlerspannen an.

## 7 Diskussion

### 7.1 Morphologie

Durch die Entstehung von Schmelzinseln aus Schmelzfalten sowie die Aufspaltung von Schmelzelementen verändert sich mit zunehmender Abkautung deutlich die Morphologie der Okklusalfäche. Die Isolation der Schmelzfalten sowie die Aufspaltungen folgen scheinbar keinem bestimmten Muster. Dies erschwert die Artbestimmung anhand der Morphologie der Bezahnung, vor allem bei fossilen Arten, da diese oft nur als isolierte Zähne in unterschiedlichen Abkautstadien vorliegen. So wurden etwa schon fossile Castoridae als Hystricidae beschrieben (van Weers 1993a). Obwohl die Betrachtung einer größeren Menge an Material wie etwa von van Weers (1990) für *Hystrix brachyura* einen guten Einblick in die Variabilität der Morphologie der Bezahnung gibt, liefert sie keine Informationen über den genauen Verlauf einer Struktur über die gesamte Ontogenese. Dazu ist die Betrachtung eines Zahns über die gesamte Zahnhöhe nötig, entweder durch künstlichen Abrieb wie etwa von Bosma (1968) (fossiles Material von *Hystrix brachyura*) oder wie in dieser Arbeit zerstörungsfrei durch  $\mu$ CT. Dadurch können Informationen über die Morphologie der Strukturen über die gesamte Ontogenese gewonnen werden, die bei der Bestimmung von Material in einem späteren Abkautstadium hilfreich sein können. Des Weiteren können Aussagen darüber getroffen werden, in welchen Zahnpositionen sich Schmelzfalten oder -inseln aufspalten und in welcher Kronenhöhe die Isolation vom äußeren Schmelzband oder eine Aufspaltung im Vergleich zu den übrigen Zahnpositionen erfolgt. Dabei lassen sich in dem hier untersuchten Material zwar bestimmte Regelmäßigkeiten erkennen, allerdings sind auch immer Ausnahmen und ein hoher Grad an Variabilität zu finden. Eine Verschmelzung von Schmelzinseln mit dem äußeren Schmelzband oder anderen Elementen kann nicht beobachtet werden und ist aufgrund der Bildungsweise der Schmelzstrukturen nicht möglich.

Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen bei den meisten Taxa eine starke Änderung der Morphologie der Okklusalfäche mit zunehmender Abkautung, die durch die Isolation von Flexus/Flexiden oder Aufspaltungen von Schmelzfalten oder -inseln entsteht. Aufspaltungen von Schmelzelementen sind bei ZMH 3572 *Cuniculus paca*, beiden Arten von *Dasyprocta*, STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum*, beiden Arten von *Hystrix*, STIPB MaÜ 2 *Castor fiber*, *Steneofiber eseri* sowie *Mylagaulus elassos* zu finden. Keinerlei Aufspaltungen lassen sich dagegen bei STIPB M 1122 *Myocastor coypus* oder ZMH

4725 *Thryonomys swinderianus* finden, bei STIPB M 6257 *Myocastor coypus* ist nur eine sehr kleine Aufspaltung im apikalen Bereich vorhanden. Da die Backenbezahnung von STIPB M 3346 *Castor canadensis* noch nicht vollständig gebildet ist, kann hier keine Aussage über eventuell später erfolgende Aufspaltungen getroffen werden.

Starke Änderungen mit zunehmender Abkautung werden auch in der Literatur beschrieben, etwa von Hagmann (1907) für *Dasyprocta*, von van Weers (1990, 1993b) für Hystricidae oder von Caledo & Hopkins (2012b) für Mylagaulidae.

In einigen Taxa, wie etwa bei ZMH 3572 *Cuniculus paca* oder beiden untersuchten Arten von *Castor*, sind die Änderungen mit zunehmender Abkautung weniger deutlich ausgebildet. Sowohl bei *Cuniculus paca* als auch bei *Castor* sind Aufspaltungen vor allem im apikalen Bereich zu finden. Zusätzlich erfolgt die Isolation der Flexus/Flexide bei *Castor* erst in späten Abkastadien. Auch Hagmann (1907) beschreibt für *Cuniculus paca* eine weniger komplexe Backenbezahnung im Vergleich zu *Dasyprocta leporina croconata*. Für adulte Exemplare von *Castor* werden in der Literatur nur geringfügige Änderungen der Okklusalfäche mit zunehmender Abkautung beschrieben (Hünemann 1966, Piechocki & Stiefel 1977, Mayhew 1979).

Wie von van Weers (1990) für *Hystrix brachyura* beschrieben konnte auch in den in dieser Studie untersuchten Arten von *Hystrix* eine Variabilität in der Reihenfolge der Isolation der Schmelzfalten vom äußeren Schmelzband festgestellt werden. Des Weiteren zeigen auch beide hier untersuchten Exemplare von *Myocastor coypus* in der unteren Backenbezahnung eine variable Reihenfolge der Isolation. Die Unterschiede sind allerdings nur geringfügig und keines der Flexide besteht deutlich länger als die übrigen. Im Gegenzug dazu lassen sich bei einigen Arten auch Gemeinsamkeiten bei der Reihenfolge der Isolation in den unterschiedlichen Zahnpositionen finden, so etwa in der Oberkieferbackenbezahnung von beiden untersuchten Exemplaren von *Myocastor coypus* oder der Unterkieferbackenbezahnung von ZMH 3572 *Cuniculus paca*. Grundsätzlich erfolgt bei allen untersuchten Arten (mit Ausnahme von *Mylagaulus elassos*, der eine andere Morphologie der Okklusalfäche aufweist) als letztes die Isolation der einzeln liegenden Schmelzfalte (bei pentalophodonten Arten Flexus/Flexid V, bei tetralophodonten Arten Flexus/Flexid IV).

Obwohl sich aufgrund der vorliegenden Bilateralsymmetrie die Backenbezahnung der rechten und linken Kieferhälfte nicht unterscheiden sollte, konnten in dem hier untersuchten Material Unterschiede im Verlauf der Schmelzfalten auf der Okklusalfäche

sowie in der Anzahl der Aufspaltungen von Schmelzelementen gefunden werden. Dies wird von van Weers (1990, 2005) auch für Hystricidae beschrieben. Der Vergleich der rechten und linken Backenbezahnung von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* zeigt zwar prinzipiell ein spiegelbildliches Verhalten der Strukturen sowohl in der Ober- als auch der Unterkieferbackenbezahnung, allerdings kann sich die Anzahl der Aufspaltungen unterscheiden. So spaltet sich etwa Flexus III in den drei Molaren der linken Kieferhälfte jeweils einmal auf, während es sich auf der rechten Seite im M1 und M3 zweimal, im M2 nur einmal aufspaltet. Im linken m3 spaltet sich Flexid IV einmal, im rechten m3 dagegen gar nicht auf. Bei STIPB M 3346 *Castor canadensis* kann ein Unterschied im Verlauf der Schmelzfalten zwischen dem linken und dem rechten M3 erkannt werden. Bei beiden untersuchten Arten von *Hystrix* sind ebenfalls Unterschiede zwischen rechter und linker Bezahnung zu finden. Fossette 3 etwa spaltet sich rechts und links unterschiedlich häufig oder sogar gar nicht auf. Auch zeigen einige Zahnpositionen einen unterschiedlichen Verlauf der Schmelzfalten. Dies lässt sich nicht mit einem Unterschied in der Funktion erklären, da sich die Funktion von rechter und linker Kieferhälfte nicht unterscheidet.

Ein Vergleich der Backenbezahnung des Ober- und Unterkiefers zeigt nur geringfügige Unterschiede in der Morphologie der Aufspaltung von Schmelzfalten bzw. Schmelzinseln. Generell lassen sich aber in der unteren Backenbezahnung mehr Aufspaltungen finden als in der oberen. Da sich bei herbivoren Rodentia die Ober- und Unterkieferbackenbezahnung funktionell nicht unterscheidet und daher häufig morphologisch ähnlich ist (funktionelle Symmetrie nach Koenigswald et al. 1994), können die Unterschiede nicht durch einen Unterschied in der Funktion erklärt werden.

Nicht bei allen hier untersuchten Gattungen sind Aufspaltungen von Schmelzfalten oder -inseln zu finden, so etwa bei ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* oder bei *Myocastor coypus*. Nur bei einem der beiden hier untersuchten Individuen von *Myocastor coypus* (STIPB M 1122) konnte eine sehr kleine Aufspaltung gefunden werden. In der Arbeit von Rusconi (1930) über *Myocastor coypus* sind keine Aufspaltungen zu finden. Auch für *Castor* werden keine Aufspaltungen beschrieben (Hünemann 1966). Bei dem hier untersuchten Material konnten nur bei dem älteren Exemplar STIPB MaÜ2 *Castor fiber* Aufspaltungen beobachtet werden. Die meisten Aufspaltungen sind eher klein und entstehen aus der in späteren Abkaustadien zunehmende Krenulation, durch die kleinere Elemente abgeschnürt werden. Diese Krenulation mit zunehmendem Abkaustadium, nicht aber die Entstehung von Schmelzinseln dabei, ist auch in der Literatur beschrieben

(Hünemann 1966). Für die meisten anderen der hier untersuchten Gattungen sind Aufspaltungen von Schmelzelementen mit zunehmender Abkautung zu finden und auch aus der Literatur bekannt, so etwa für *Cuniculus paca* und *Dasyprocta leporina croconata* (Hagmann 1907), *Hystrix brachyura* (van Weers 1990, 1993b), *Steneofiber* (*S. eseri* Stefen 1997; *S. depereti* Mörs & Stefen 2010; *S. siamensis* Suraprasit et al. 2011) oder *Mylagaulus* (Kitts & Black 1959, Baskin 1980). Dabei kann sich die Anzahl der in der Literatur beschriebenen und den in dieser Arbeit beobachteten Aufspaltungen unterscheiden. So lassen sich bei Hagmann (1907) für *Cuniculus paca* deutlich weniger Aufspaltungen finden wie in dem hier untersuchten Material; Rusconi (1934) beschreibt sogar gar keine Aufspaltungen. Dies hängt vermutlich damit zusammen, dass die meisten Aufspaltungen bei *Cuniculus paca* erst im apikalen Bereich und damit in sehr späten Abkaustadien auftreten, die weder bei Hagmann (1907) noch bei Rusconi (1934) vertreten sind. Obwohl sich die Anzahl der Aufspaltungen unterscheiden kann, lassen sich einige Übereinstimmungen zwischen Literaturdaten und dieser Untersuchung bei den von Aufspaltung betroffenen Elementen finden. So sind z.B. die Aufspaltungen von Flexus I, Flexus III, Flexid I, Flexid II und Flexid IV, die in beiden hier untersuchten Arten von *Dasyprocta* zu finden sind, auch von Hagmann (1907) für *Dasyprocta leporina croconata* beschrieben. Des Weiteren lassen sich bestimmte Elemente finden (Flexus II; Flexid III & Flexid V), die in keiner Zahnposition der beiden hier untersuchten Arten von *Dasyprocta* sowie in *Dasyprocta leporina croconata* aufspalten. Obwohl sich bei allen drei Arten die gleichen Elemente aufspalten, kann die Anzahl der Aufspaltungen eines Elements unterschiedlich sein. Auch die in dem hier untersuchten Material von *Steneofiber eseri* gefundene Aufspaltung von Flexus III wird für andere Arten von *Steneofiber* beschrieben (*S. eseri* Stefen 1997; *S. depereti* Mörs & Stefen 2010; *S. siamensis* Suraprasit et al. 2011). Die in der vorliegenden Studie ebenfalls häufig zu beobachtende Aufspaltung von Fossett 1 bei *Steneofiber eseri* wird allerdings in keiner der oben zitierten Arbeiten zu *Steneofiber* erwähnt. Dies könnte damit zusammenhängen, dass Fossett 1 sowie die durch Aufspaltung entstandenen Elemente nicht sehr weit nach apikal reichen und mit zunehmender Abkautung sehr schnell verschwinden.

Die Übereinstimmung mit in der Literatur beschriebenen Aufspaltungen trifft allerdings nicht auf alle Gattungen zu; die hier untersuchten Arten von *Hystrix* zeigen zum Teil andere Aufspaltungen als von van Weers (1990) für *Hystrix brachyura* beschrieben. Bei *Hystrix brachyura* sind Aufspaltungen von Flexus III, Flexid I und Flexid II so häufig vertreten, dass van Weers (1990) die entstehenden Schmelzinseln mit eigenen

Nummern versteht (etwa Insel 3 & 5 für Flexus III). Flexus III spaltet sich ebenfalls in allen Zahnpositionen von ZMH 7515 *Hystrix indica* auf, dagegen sind in der Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* so gut wie keine Aufspaltungen zu finden. Die Aufspaltung von Flexid II lässt sich in beiden Arten in fast allen Zahnpositionen finden. Die Aufspaltung von Flexid I tritt zwar bei ZMH 7515 *Hystrix indica* in allen Zahnpositionen auf, bei STIPB M 1137 *Hystrix cristata* dagegen nur im m1. Zusätzlich spaltet sich Flexid III im p4 und m1 von ZMH 7515 *Hystrix indica* auf, nicht in STIPB M 1137 *Hystrix cristata*. Damit wird die in der Literatur (z.B. van Weers 1990, 1993b, 2005) beschriebene Variabilität der Morphologie der Bezahnung (intra- sowie interspezifisch) von *Hystrix* durch die in dieser Arbeit gewonnenen Ergebnisse bestätigt. Die für Mylagauliden beschriebene hohe intraspezifische Variabilität der Schmelzinseln (z.B. Black & Wood 1956, Caledo & Hopkins 2012b) kann durch das hier untersuchte Material von *Mylagaulus elassos* bestätigt werden. Kaum zwei Exemplare ähneln sich, was die Aufspaltung von Schmelzinseln betrifft. Bis auf Fossettid 3 spaltet sich in dem hier untersuchten Material jedes Fossettid in zumindest einem Exemplar einmal auf. Allerdings spaltet sich auch nur ein Element (Fossettid 1) in allen Exemplaren auf; dies ist zusammen mit der Verbindung von Fossettid 5 und Fossettid 6 in frühen Abkaustadien ein Merkmal fortschrittlicherer Arten von *Mylagaulus* und wird systematisch genutzt (Baskin 1980).

Damit lassen sich bei einigen, aber nicht allen der hier untersuchten Arten Regelmäßigkeiten in den Aufspaltungen finden, etwa dass sich ein bestimmtes Schmelzelement in allen Zahnpositionen aufspaltet. Es kann ebenfalls vorkommen, dass sich eine bestimmte Struktur nur in einer oder mehreren, aber nicht in allen Zahnpositionen aufspaltet, etwa Flexus III oder Flexid IV von ZMH 3572 *Cuniculus paca*. Auch kann ein Schmelzelement, dass sich zwar in allen Zahnpositionen teilt, dies je nach Zahnposition unterschiedlich oft tun. Um zu überprüfen, in wieweit die intraspezifische Variabilität innerhalb der hier untersuchten Taxa reicht, müsste ein größerer Datensatz von Individuen einer Art untersucht werden.

Die Anzahl der Aufspaltungen eines Schmelzelements liegt bei den meisten hier untersuchten Arten bei einer oder zwei. Selten sind auch drei oder sogar vier Aufspaltungen zu finden, wie bei ZMH 3572 *Cuniculus paca* (M2 vier Aufspaltungen, m1 drei) oder bei UF 24185 *Mylagaulus elassos* (vier Aufspaltungen). Dadurch ergeben sich deutliche Unterschiede bei der Maximalzahl der auf der Okklusalfäche auftretenden Schmelzinseln. Von *Hystrix* ist in der Literatur eine beobachtete Maximalanzahl von acht

Schmelzinseln beschrieben (van Weers 1993a), von Mylagauliden zehn (Calede & Hopkins 2012b) oder sogar elf (Korth 2000). Bei dem von Hagmann (1907) untersuchten Material von *Dasyprocta leporina croconata* sind zum Teil bis zu acht Schmelzinseln vorhanden (Bezahnung inkl. Milchprämolaren). Bei den meisten hier untersuchten Arten lassen sich maximal sechs bis sieben Elemente auf der Okklusalfäche finden. Allerdings gibt es auch hier einige Ausnahmen, etwa bei ZMH 7515 *Hystrix indica* (acht), *Mylagaulus elassos* (zehn) oder den dP4/dp4 von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* (15 bzw. zehn). Van Weers (1993a, 1993b) beschreibt einen Zusammenhang zwischen der Größe der Okklusalfäche und der Anzahl der Inseln bei *Hystrix*, da es sich bei dem P4 mit den acht Schmelzinseln um einen sehr großen Zahn handelt, während bei kleineren Individuen der gleichen und auch anderer Arten deutlich weniger Schmelzinseln vorliegen. Auch bei den Mylagauliden, bei denen zehn oder elf Schmelzinseln gefunden werden können, handelt es sich um relativ große Individuen bzw. große Prämolaren (Korth 2000, Calede & Hopkins 2012b). Demnach würden größere Zähne eine höhere Anzahl an Schmelzinseln besitzen. Der von van Weers (1993a, 1993b) beschriebene Zusammenhang der Größe der Okklusalfäche zu der Anzahl der vorhandenen Schmelzinseln kann allerdings durch die in dieser Arbeit gewonnenen Ergebnisse nicht bestätigt werden. In dem m1 von ZMH 7515 *Hystrix indica* lassen sich acht Schmelzelemente auf der Okklusalfäche finden, mehr als in den anderen Zahnpositionen dieses Exemplars und ebenso viele wie in dem P4 von van Weers (1993a, 1993b). Allerdings ist die Okklusalfäche der Molaren bei *Hystrix* generell kleiner als die der Prämolaren. Zusätzlich ist die Unterkieferbezahnung tetralophodont ausgebildet, welches auf eine geringere Anzahl an Schmelzelementen schließen lassen würde als bei einer pentalophodonten Bezahnung. Auch für Mylagauliden lässt sich ein Zusammenhang zwischen Größe der Okklusalfäche und Anzahl der Schmelzinseln nicht bestätigen. Die hier untersuchte Art *Mylagaulus elassos* zeichnet sich durch im Verhältnis zu anderen Mylagauliden geringe Körpergröße sowie kleine Prämolaren aus (Baskin 1980).

Die in dem hier untersuchten Material vorliegenden Schmelzinseln lassen sich den drei Schmelzinseltypen von Koenigswald et al. (1999) zuordnen (**Tab. 7-1**). Da sich nur die Art und Weise der Entstehung der Schmelzinseltypen unterscheidet, nicht aber ihre Form auf der Okklusalfäche, dürfte rein funktionell kein Unterschied zwischen den einzelnen Schmelzinseltypen bestehen. Bei dem hier untersuchten Material überwiegen Typ 3 Schmelzinseln, also Schmelzinseln, die durch Isolation einer Schmelzfalte vom äußeren

## Diskussion

**Tab. 7-1:** Übersicht über die vorliegenden Schmelzinseltypen der hier untersuchten Arten bzw. Individuen. <sup>1</sup>: Aufgrund der starken Abkautung kann keine Aussage über die Schmelzinseltypen getroffen werden; <sup>2</sup>: Schmelzelemente liegen auf der ursprünglichen Okklusalfäche weitestgehend isoliert vor, daher kann nicht gesagt werden, ob sich einige vor Isolation schon aufgespalten haben (Typ 2a) oder Aufspaltung nach Isolation erfolgte (Typ 2b); /: Zahnposition liegt nicht vor; ?: Keine Aussage über Schmelzinseltyp möglich.

Art	Schmelzinseltyp									
	DP4	P4	M1	M2	M3	dp4	p4	m1	m2	m3
ZMH 3572 <i>Cuniculus paca</i>	/	2a, 3	2b, 3	2b, 3	2a, 2b, 3	/	2b, 3	2b, 3	2b, 3	2b, 3
ZMH 6121 <i>Dasyprocta azarae</i>	? <sup>1</sup>	/	2b, 3	2b, 3	2b, 3	? <sup>1</sup>	/	2b, 3	2b, 3	2b, 3
STIPB M 1129 <i>Dasyprocta leporina</i> <sup>2</sup>	/	2b, 3	2b, 3	2b, 3	2b, 3	/	2b, 3	2b, 3	2b, 3	2b, 3
STIPB M 6257 <i>Myocastor coypus</i>	3	/	2b, 3	3	/	3	/	3	3	/
STIPB M 1122 <i>Myocastor coypus</i>	3	/	3	3	3	3	/	3	3	3
STIPB M 1128 <i>Erethizon dorsatum</i>	2b, 3	/	1, 3	1, 3	1, 3	3	/	3	3	3
ZMH 4725 <i>Thryonomys swinderianus</i>	3	/	3	1, 3	3	3	/	3	3	3
STIPB M 1137 <i>Hystrix cristata</i>	2b, 3	/	2b, 3	3	3	2a, 3	/	2a, 2b, 3	2a, 3	3
ZMH 7515 <i>Hystrix indica</i>	/	2b, 3	2b, 3	2b, 3	2b, 3	/	2a, 3	2a, 2b, 3	2a, 2b, 3	2a, 2b, 3
STIPB M 3346 <i>Castor canadensis</i>	/	?	3	3	3	/	?	3	3	?
STIPB MaÜ 2 <i>Castor fiber</i>	/	2a, 2b, 3	2b, 3	2b, 3	2b, 3	/	2a, 2b, 3	2a, 2b, 3	2a, 2b, 3	2a, 2b, 3
<i>Steneofiber eseri</i>	2b, 3	1, 2b, 3	1, 2b, 3		/	1, 2a, 2b, 3	1, 3	1, 2b, 3		/
<i>Mylagaulus elassos</i>	/	1	/	/	/	/	1	/	/	/

Schmelzband entstanden sind (Koenigswald et al. 1999). Bezahnungen mit ausschließlich Typ 1 Schmelzinseln, die durch okklusale Einstülpungen entstanden sind, sind nur in den untersuchten Exemplaren von *Mylagaulus elassos* vorhanden. In einigen Arten liegt eine Kombination von Typ 1 und Typ 3 Schmelzinseln vor (*Steneofiber eseri*, Oberkieferbezahnung STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* und ZMH 4725 *Thryonomys*



*swinderianus*). Es lassen sich auch Schmelzinseln vom Typ 2 finden, die sich von noch bestehenden Schmelzfalten abgespaltet haben (Koenigswald et al. 1999). Nach der Betrachtung des vorliegenden Materials können Typ 2 Schmelzinseln in zwei Kategorien eingeteilt werden. Typ 2a Schmelzinseln entstehen durch die Aufspaltung von noch bestehenden Schmelzfalten (also Typ 2 Schmelzinseln nach Koenigswald et al. 1999); Typ 2b Schmelzinseln entstehen durch die Aufspaltung einer bereits bestehenden Schmelzinsel. Dabei ist es unerheblich, um welchen Schmelzinseltyp es sich bei der aufspaltenden Schmelzinsel handelt. Bei den meisten der hier untersuchten Arten liegen hauptsächlich Typ 2b Schmelzinseln vor. Schmelzinseln vom Typ 2a sind z.B. im Oberkiefer von ZMH 3572 *Cuniculus paca*, in der Unterkieferbackenbezahnung von beiden untersuchten Arten von *Hystrix* sowie im Ober- und Unterkiefer von beiden untersuchten Arten von *Castor* zu finden. In einer Art sind neben Typ 2a Schmelzinseln häufig auch Schmelzinseln vom Typ 2b zu finden, so etwa bei ZMH 3572 *Cuniculus paca* und ZMH 7515 *Hystrix indica*. Eine Art ist also nicht nur auf einen Schmelzinseltyp beschränkt, sondern kann durchaus verschiedene Varianten nebeneinander aufweisen (z.B. auch bei *Sudamerica ameghinoi* Koenigswald et al. 1999). Dies kann auch in ein und demselben Element in den unterschiedlichen Zahnpositionen auftreten. So erfolgt die Aufspaltung von Flexid II im m1 von ZMH 7515 *Hystrix indica* vor der Isolation vom äußeren Schmelzband, so dass eine Typ 2a Schmelzinsel entsteht. Im m2 und m3 dagegen wird Flexid II zunächst isoliert und dann erfolgt erst die Aufspaltung, so dass hier Typ 2b Schmelzinseln entstehen.

Bereits isolierte Schmelzinseln auf der Okklusalfäche lassen sich schwer einem Schmelzinseltyp zuordnen. Da nicht gesagt werden kann, auf welche Art die Schmelzinsel entstanden ist und von welchem Element die Aufspaltung erfolgte, ist die Rekonstruktion früherer Abkaustadien schwer möglich. Dies kann zu Verwirrung bei der morphologischen Beschreibung der Bezahnung führen, wie es etwa bei den unteren Molaren von *Hystrix* in der Arbeit von Thenius (1989) zu finden ist. Obwohl er im Text darauf hinweist, dass die unteren Molaren tetralophodont sind, sind die lingualen Flexide in der Schemazeichnung von I-IV durchnummeriert. Dies ist vermutlich auf den Zustand zurückzuführen, dass sich eines der Flexide (I) in zwei separate Fossettide aufgespalten hat und diese einzeln nummeriert sind als Fossettide 1 und Fossettide 2. Auch bei den oberen Molaren von Hystriciden herrscht Uneinigkeit über die Anzahl der vorliegenden Einfaltungen, je nach Autor liegen buccal drei bis fünf Einfaltungen vor (van Weers 1990).

Mögliche Erklärungen für die in einigen Arten recht häufig auftretenden Aufspaltungen sind:

1. phylogenetisches Signal
2. Optimale Raumausnutzung der Okklusalfäche bei Platzangebot
3. Zusammenhang zwischen Anzahl der Aufspaltungen und Nahrungsspektrum
4. Zusammenhang zwischen Aufspaltungen und Kronenhöhe

### 1. Phylogenetisches Signal

Die Regelmäßigkeiten der Aufspaltungen bei *Dasyprocta*, *Steneofiber* und zum Teil auch bei *Hystrix* sowie Regelmäßigkeiten in der Reihenfolge der Isolation der Schmelzfalten sprechen für ein phylogenetisches Signal auf Gattungsebene. Inwieweit dies auch Familien- oder sogar Großgruppenübergreifend ist, kann eventuell durch den Fossilbericht geklärt werden. Dieser kann Hinweise auf den Grundplan der Bezahnung in den verschiedenen Großgruppen liefern.

Die ältesten bekannten Fossilien von südamerikanischen Hystricognathi (Caviomorpha) (*Cachiyacuy contamanensis*, *Cachiyacuy kummeli* und *Canaanimys maquiensis*, mittleres Eozän, ca. 41 Millionen Jahre alt (Antoine et al. 2012)) zeigen eine ähnliche Morphologie der Backenbezahnung wie frühe Altwelthystricognathi ("Phiomorpha"). Die Bezahnung ist brachyodont und bunolophodont; die oberen Backenzähne zeigen ein pentalophodontes Muster; die unteren Backenzähne sind tetralophodont (Antoine et al. 2012). Dies bedeutet, dass die Bezahnung der Caviomorpha (in dieser Arbeit vertreten durch *Myocastor coypus*, *Erethizon dorsatum*, *Cuniculus paca*, *Dasyprocta azarae* und *Dasyprocta leporina*) und der "Phiomorpha" (hier vertreten durch *Thryonomys swinderianus*, *Hystrix cristata* und *Hystrix indica*) auf denselben Grundplan der Bezahnung zurückgeht. Damit ist das pentalophodonte Muster der Oberkieferbackenbezahnung ein plesiomorphes Merkmal der Hystricognathi (Marivaux et al. 2002). Der unterschiedliche Grad an Hypsodontie entwickelte sich im weiteren Verlauf der Evolution unabhängig in den hier untersuchten Taxa, ebenso die Reduktion einiger der Lophen (z.B. obere Bezahnung von *Cuniculus paca* mit Ausnahme des M3, *Myocastor coypus*, Ober- und Unterkieferbackenbezahnung von *Thryonomys swinderianus*) bzw. die Entstehung von zusätzlichen Lophen (z.B. untere Backenbezahnung *Dasyprocta*, dp4 *Myocastor coypus*).

Schon bei den frühen Caviomorpha (*Cachiyacuy contamanensis* und *Cachiyacuy kummeli*) lassen sich Einschnürungen von Schmelzelementen finden, die zum Teil zu

eigenständigen Elementen werden (Antoine et al. 2012). Davon betroffen sind etwa Flexus III der Molaren des Oberkiefers sowie Fossettid 1 bei den unteren Molaren (s. Figure 2 in Antoine et al. 2012). Die in der vorliegenden Arbeit zu den Hystricognathi gehörenden untersuchten Taxa, die einen pentalophodonten Bauplan der oberen Backenbezahnung aufweisen, zeigen alle in mindestens einer Zahnposition, meist aber in mehreren eine Aufspaltung von Flexus III/Fossette 3. In der tetralophodonten Unterkieferbackenbezahnung zeigt sich bei den hier untersuchten Taxa mit Aufspaltungen auch solche von Fossettid 1. Somit könnten diese Aufspaltungen durchaus Merkmal der Großgruppe der Hystricognathi sein. Dagegensprechen würde zum Beispiel, dass sich bei STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* nur im dP4 Aufspaltungen finden lassen, in den Molaren des Oberkiefers sowie der gesamten Unterkieferbackenbezahnung dagegen nicht. Die hohe Variabilität bei den Aufspaltungen der beiden untersuchten Arten von *Hystrix* sprechen ebenfalls gegen ein phylogenetisches Signal, ebenso wie die fehlenden Aufspaltungen der tetralophodonten unteren Backenbezahnung von *Myocastor coypus*. Aufspaltungen von anderen Flexus/Flexiden sind ebenfalls häufig zu finden, zeigen allerdings kein bestimmtes Muster innerhalb der hier untersuchten Taxa. Vergleiche mit vom plesiomorphen Grundmuster abgeleiteter Bezahnung wie der tetralophodonten Oberkieferbackenbezahnung von *Cuniculus paca* oder *Myocastor coypus*, der pentalophodonten Unterkieferbackenbezahnung von *Dasyprocta azarae* oder der Backenbezahnung von *Thryonomys swinderianus* sind schwierig, da die Homologien der vorhandenen Strukturen nicht einwandfrei geklärt sind.

Bis zu einem gewissen Grad ist sicherlich ein phylogenetisches Signal als Ursache für die Aufspaltung von Schmelzfalten oder -inseln innerhalb der Hystricognathi denkbar, allerdings scheinen auch andere Faktoren einzufließen.

Für systematische Fragestellungen lassen sich die Aufspaltungen von bestimmten Schmelzfalten oder -inseln allerdings nicht verwenden, da diese zu variabel sind und sich schon zwischen rechter und linker Kieferhälfte unterscheiden können.

Als Stammgruppe oder zumindest nahe Verwandte der Castoridae wird die rein fossile Gruppe der Eutypomyidae angesehen (Korth 2001, Marivaux et al. 2004). Diese zeigen einen pentalophodonten Bauplan der oberen sowie der unteren Molaren, wobei sich die Pentalophodontie der oberen Molaren allerdings unabhängig von der der Hystricognathi entwickelt hat (Marivaux et al. 2004). Damit ist anzunehmen, dass auch die Aufspaltungen bestimmter Schmelzelemente innerhalb der Castoridae, in dieser Arbeit vertreten durch *Steneofiber* und *Castor*, unabhängig von denen der anderen

Großgruppen entstanden. Aufgrund der Unterschiede der Backenbezahnung von *Steneofiber* (mesodont, pentalophodont) und *Castor* (stark hypsodont, sekundär tetralophodont) lässt sich nicht sagen, ob bestimmte Aufspaltungen typisch für die Familie der Castoridae sind. Dazu müssten weitere fossile Vertreter der Castoridae in die Untersuchung einbezogen werden.

Die Stammgruppenvertreter der Aplodontoidea zeigen ein tetralophodontes Muster der oberen Backenbezahnung, Pentalophodontie tritt nicht auf (Marivaux et al. 2004). Die untere Backenbezahnung ist ebenfalls tetralophodont, allerdings ist diese unabhängig von der Tetralophodontie der Hystricognathi entstanden (Marivaux et al. 2004). Damit sind auch die Aufspaltungen der Schmelzinseln der Mylagauliden unabhängig zu denen der anderen Großgruppen der Rodentia. Die hohe Variabilität der Aufspaltungen bei *Mylagaulus elassos* spricht gegen ein art- oder gattungsspezifisches Merkmal. Einzig die Aufspaltung von Fossettide 1 sowie die Trennung der in frühen Abkaustadien verbundenen Fossettide 5 und 6 tritt in allen Individuen auf und ist zumindest artspezifisch. Diese Merkmale werden daher auch zur Bestimmung fortschrittlicher Mylagauliden genutzt (Baskin 1980). Ebenfalls artspezifisch könnte das Fehlen von Aufspaltungen von Fossettide 3 in allen hier untersuchten Exemplaren sein.

### 2. Optimale Raumausnutzung der Okklusalfäche bei Platzangebot

Mögliche Ursache für Aufspaltungen könnte ein eventuelles Platzangebot sein, dass sich durch die Schließung eines der Infundibula ergibt. Durch die Aufspaltung einzelner Infundibula bei Platzangebot und der damit verbundenen bestmöglichen Verteilung der Schneidkanten auf der Okklusalfäche ergäbe sich ein selektiver Vorteil, da somit eine höhere Funktionalität der Bezahnung gegeben ist. Die Aufspaltungen könnten den Platz des vorher geschlossenen Infundibulum einnehmen. Bei der Betrachtung des hier untersuchten Materials sind Aufspaltungen allerdings sehr häufig zu finden, während die direkt benachbarten Elemente noch vorhanden sind. Bei vielen Infundibula ist aber eine Verbreiterung zu erkennen, nachdem ein direkt angrenzendes Infundibulum verschwunden ist. Der frei gewordene Platz wird auf diese Art gefüllt und nicht durch die Entstehung eines neuen Elements. Dadurch wird die Raumausnutzung optimiert und die Lücken zwischen benachbarten Schmelzbändern verringert. Außerdem erfolgt durch die Vergrößerung automatisch eine Längenzunahme der Schneidkanten, so dass mit größerer Okklusalfäche und daran gekoppelt größeren Schmelzinseln auch die Kauleistung zunimmt. Möglicherweise können fehlende Schmelzbänder durch die Schließung von Infundibula durch eine Verbreiterung der umgebenden Infundibula

zumindest zu einem Bruchteil kompensiert werden (siehe Diskussion **Kapitel 7.3 Funktionelle Strukturdichte**). Eine deutliche Längenzunahme nach Verschwinden von Elementen, wie sie etwa bei den Schmelzfalten des Gondwanatheria *Sudamerica ameghinoi* zu finden ist (Koenigswald et al. 1999), konnte in dem hier untersuchten Material nicht beobachtet werden. Auch in dem hier untersuchten Material wäre nach dem Verschwinden einer Schmelzinsel in einigen Fällen rein platztechnisch eine Ausdehnung in buccolinguale Richtung möglich. Warum dies hier nicht erfolgt, bleibt unklar. Hin und wieder kann zwar eine Längenzunahme von Schmelzelementen beobachtet werden; diese liegt aber vor allem in frühen Abkaustadien vor und ist an eine generelle Größenzunahme der Okklusalfäche gekoppelt. Die Hypothese, dass Schmelzfalten oder -inseln sich grundsätzlich aufspalten, wenn entsprechend Raum dafür frei wird, lässt sich hiermit nicht bestätigen.

### 3. Zusammenhang zwischen Anzahl der Aufspaltungen und Nahrungsspektrum

Denkbar wäre ein funktioneller Zusammenhang von Aufspaltungen und Ernährungsweise. Für die Zerkleinerung von faseriger Nahrung, wie etwa Gras, ist eine Verlängerung der Schneidkanten praktisch (Schmidt-Kittler 2002). Diese könnte eventuell durch Aufspaltung der vorhandenen Elemente erreicht werden. *Mylagaulus elassos* als vermutlicher Grasfresser (Fagan 1960, Webb 1966) zeigt tatsächlich viele Aufspaltungen. *Castor* sp. besitzt einen hohen Anteil an faseriger Nahrung (Jenkins 1975, Jenkins & Busher 1979, Nowak 1991), ebenso *Myocastor coypus* (Woods et al. 1992, Townsend & Croft 2008). Bei *Castor* sp. sind nur sehr kleine Aufspaltungen zu finden, bei *Myocastor coypus* besitzt nur eines der beiden untersuchten Individuen eine sehr kleine Aufspaltung. Dagegen lassen sich bei der fruchtfressenden Art *Dasyprocta azarae* (Smythe 1978, Dubost & Henry 2006) sehr viele Aufspaltungen finden. Auch *Hystrix* sp. zeigt viele Aufspaltungen, sein Nahrungsspektrum umfasst Blätter, Knollen, Wurzeln, Früchte und gelegentlich Aas (Nowak 1991, Barthelmess 2006, Pervez et al. 2009). Obwohl beide hier untersuchten Arten ein ähnliches Nahrungsspektrum haben, sind bei STIPB M 1137 *Hystrix cristata* deutlich weniger Aufspaltungen zu finden als bei ZMH 7515 *Hystrix indica*. Ein Zusammenhang zwischen Ernährungsweise und Vorhandensein von Aufspaltungen scheint damit nicht zu bestehen. Inwieweit durch Aufspaltungen eine Verlängerung der Schneidkanten und damit eine größere Funktionalität erzeugt wird, soll in **Kapitel 7.3 Funktionelle Strukturdichte** diskutiert werden.

#### 4. Zusammenhang zwischen Aufspaltungen und Kronenhöhe

Möglicherweise könnte die Zahnhöhe für das Aufspalten von Schmelzfalten und -inseln eine Rolle spielen. Sowohl bei *Erethizon dorsatum* als auch bei *Thryonomys swinderianus* handelt es sich um verhältnismäßig wenig hochkronige Arten. Bei *Thryonomys swinderianus* sind auch keine Aufspaltungen vorhanden. Dagegen würde allerdings die Aufspaltung des dP4 von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* sprechen, ebenso die Aufspaltungen bei dem ebenfalls wenig hochkronigen Material von *Steneofiber eseri*. Im Vergleich zu *Erethizon dorsatum* und *Thryonomys swinderianus* besitzt *Myocastor coypus* eine größere Kronenhöhe, zeigt aber ebenfalls keinerlei Aufspaltungen. In der stark hochkronigen Bezahnung von beiden Arten von *Castor* sind wiederum nur wenige Aufspaltungen zu finden, so dass kein Zusammenhang zwischen Kronenhöhe und sich aufspaltenden Elementen zu bestehen scheint.

## 7.2 Zustand der Mineralisation

Generell lassen sich die in den hier untersuchten Taxa auftretenden Grauwertänderungen des Schmelzes, die ein Maß für die Röntgendichte des Materials darstellen, in verschiedene Kategorien einordnen. Der Grauwert des Schmelzes kann dabei nur geringfügige Änderungen zeigen, oder aber komplett den gleichen Wert wie für Dentin oder Zement annehmen. In der Regel treten die Grauwertabweichungen graduell auf, sprunghafte Änderungen, die zu einem fleckigen Aussehen in dem Bilderstapel führen, sind seltener.

Die Grauwertabweichungen lassen sich in folgende Kategorien einordnen:

- Abweichungen des Grauwerts über den kompletten Umfang eines oder mehrerer Infundibula oder des äußeren Schmelzbandes. Dies ist vor allem im weit apikalen Bereich zu finden, kurz bevor die betroffenen Infundibula schließen oder das äußere Schmelzband endet. Dabei sind einzelne oder mehrere Infundibula betroffen, nie der gesamte Zahn (z.B. ZMH 3572 *Cuniculus paca* **Abb. 4-12 E**, STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* **Abb. 4-34 B, D & F**, STIBP M 6257 *Myocastor coypus* **Abb. 4-42 C & D**).
- lokal auftretende Abweichungen des Grauwertes mit begrenztem Ausmaß. Dies ist sowohl in den Infundibula als auch im äußeren Schmelzband zu finden und kann mehr oder weniger über die gesamte Zahnhöhe verteilt auftreten (z.B.

STIPB M 6257 *Myocastor coypus* **Abb. 4-43 E & F**, STIPB 3346 *Castor canadensis* **Abb. 4-90 A-D**).

- lokal auftretende Abweichungen der Grauwerte, die mit einer Abnahme der Schmelzbanddicke einhergehen, die Dellen bis hin zu vollständigen Löchern im Schmelzband bilden. Dies tritt sowohl in den Infundibula als auch im äußeren Schmelzband auf und kann über die gesamte Zahnhöhe verteilt beobachtet werden. Besonders häufig sind Infundibula in weit apikalen Bereichen betroffen, kurz bevor sie sich schließen (z.B. ZMH 3572 *Cuniculus paca* **Abb. 4-12 B**, STIPB M 1122 *Myocastor coypus* **Abb. 4-51**, ZMH 7515 *Hystrix indica* **Abb. 4-83 A-C**, **Abb. 4-84 A-D & F**).
- Grauwertabweichung des kompletten Umfangs des Schmelzbandes sowie der Infundibula bis hin zu einem ausgefransten Erscheinen von bestimmten Bereichen oder des kompletten Schmelzanteils. Dies ist nur im apikalen Bereich zu finden (z.B. STIPB 1137 *Hystrix cristata* **Abb. 4-72 A & B**, STIPB 3346 *Castor canadensis* **Abb. 4-90 E & F**).

Für das Auftreten der oben erwähnten Grauwertabweichungen sind Scanartefakte auszuschließen. Scanartefakte treten strahlenartig, in konzentrischen Kreisen oder als durchgängiges Rauschen auf. In den meisten Fällen ist nicht nur ein bestimmter Bereich, sondern der gesamte Bildabschnitt, wenn nicht sogar weite Teile des kompletten Scans betroffen (s. **Kapitel 3.2.1 Mikro-Computertomographie (µCT)**).

Im Fall von radialstrahligen Artefakten oder konzentrischen Kreisen wäre neben dem Schmelz auch ein Grauwertunterschied im Dentin bzw. Zement festzustellen.

Die Grauwertänderungen im apikalen Bereich der Infundibula, kurz bevor diese sich schließen, könnte eventuell auf eine optisch nicht zu erfassende Reduktion der Schmelzbanddicke zurückzuführen sein, die sich auf den Bildern des µCT-Scans als Grauwertänderung darstellt. Allerdings müsste dieser Effekt dann in fast allen Infundibula einer Zahnposition zu finden sein, es sind aber meist nur ein oder zwei Infundibula betroffen. Außerdem können auf derselben Höhe Infundibula zu finden sein, die keine Änderungen der Grauwerte zeigen, aber sich vor dem betroffenen Infundibulum schließen.

Ebenfalls denkbar wären Abweichungen durch Interpolation bei der Berechnung der Grauwerte nach dem Scan, die zu einer vermeintlich geringeren Röntgendichte führen.

Allerdings wären diese vermutlich ebenfalls bei mehreren Infundibula einer Zahnposition zu finden.

Die Änderungen des Grauwerts lassen daher auf einen geringeren Mineralanteil des Zahnschmelzes in den betroffenen Bereichen schließen. Dieser kann auf unterschiedliche Arten hervorgerufen werden. Zum einen kann der Schmelz noch nicht vollständig mineralisiert sein, etwa bei Zähnen, die sich noch in Bildung befinden, wobei das Tier aber vor Abschluss der Mineralisation starb. Ebenso kann die Mineralisation durch innere und äußere Einflüsse, wie Gendefekte, Krankheiten, Mangelerscheinungen oder ähnliches gestört werden, so dass der Zahnschmelz in bestimmten Bereichen oder komplett nicht vollständig ausmineralisieren konnte (Hillson 2005). Zum anderen kann der Schmelz nach der vollständigen Mineralisation demineralisiert werden, etwa durch den Befall von Karies (Hillson 2005). Die verschiedenen Varianten zeigen etwas unterschiedliche Auswirkungen auf den Schmelz, so dass sie im  $\mu$ CT-Scan unterschieden werden können.

Die Grauwertänderungen im apikalen Bereich, vor allem im Inneren der Infundibula, könnte darauf zurückzuführen sein, dass der Zahn schon kurz vor der Eruption stand und eine weitere Mineralisation nicht möglich war. Allerdings besitzen die meisten hier untersuchten Arten zunächst Schmelzfalten, über die eine Mineralisation auch nach der Eruption gewährleistet ist (Koenigswald 1982, Koenigswald 2011). Möglich wäre auch ein Fehler im Ablauf der Mineralisation, die in diesen Fällen zu früh gestoppt wurde. So wurde im apikalen Bereich die Grundlage für Schmelz zwar gebildet, dieser aber nicht vollständig mineralisiert. Dieser Fehler weist vermutlich keine negativen Folgen auf, da die sich in Schließung befindlichen Infundibula, sowie der letzte Rest des äußeren Schmelzbandes, das hiervon betroffen ist, nur einen geringen Anteil des gesamten Schmelzanteils stellt (vor allem im Fall der Infundibula) und daher keinen großen Einfluss auf die Kauleistung mehr haben dürfte. Des Weiteren dürften die meisten wildlebenden Arten nicht so lange leben, dass die Bezahnung so weit abgekaut wird (mit Ausnahme des M1/m1 und den persistierenden dP4/dp4 einiger Arten). Die meisten der hier zu beobachtenden Grauwertänderungen im apikalen Bereich dürften auf solch eine Ursache zurückzuführen sein, vor allem bei den Arten, bei denen ansonsten keine weiteren „Fehler“ in der Mineralisation zu erkennen sind, wie bei STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* oder STIBP M 1137 *Hystrix cristata*.



Die Abnahme der Grauwerte im apikalen Bereich mit dem fransigen Aussehen des Schmelzanteils ist auf eine noch nicht vollständig abgeschlossene Mineralisation zurückzuführen. In allen Fällen ist die Zahnbildung noch nicht abgeschlossen und der Zahn (mit Ausnahme von STIPB M 3346 *Castor canadensis*) noch nicht eruptiert. In diesen Fällen starb das Tier, bevor die Zahnentwicklung vollständig abgeschlossen war. Der Schmelz im apikalen Bereich konnte noch nicht vollständig mineralisiert werden. Die Bildung von Schmelzmatrix ist allerdings schon erfolgt, durch den Verlust des organischen Anteils sowie des Wassers könnte diese für das fransige Aussehen verantwortlich sein.

Obwohl die Bezahnung von STIPB M 3346 *Castor canadensis* schon eruptiert und in Benutzung ist, zeigt der apikale Bereich noch keine vollständige Mineralisation. Diese ist erst in älteren Individuen wie STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* abgeschlossen. Diese Entwicklung ist auch in der Arbeit von Piechocki & Stiefel (1977) anhand Röntgenaufnahmen verschiedener Altersstadien von *Castor fiber albicus* beschrieben. Auch nachdem alle Backenzähne eruptiert und voll in Okklusion sind, wird apikal noch Schmelz und Dentin gebildet (Piechocki & Stiefel 1977). Durch die lang beibehaltenen Schmelzfalten besteht im apikalen Bereich der Bezahnung noch Kontakt zum inneren Epithel, auch wenn der Zahn schon eruptiert ist und erste Abnutzungserscheinungen zeigt. So kann der Schmelzanteil des Zahns noch weiter mineralisiert werden und damit eine größere Kronenhöhe als die für hypsodonte Bezahnungen typische maximale Höhe der Kiefer erreichen (Koenigswald 1982, Janis & Fortelius 1988, Koenigswald 2011). Bei einigen Arten wird der apikale Bereich des äußeren Schmelzbandes erst nach Eruption und beginnender Abkautung vollständig mineralisiert (Fortelius 1985, Koenigswald et al. 1999); bei *Castor* können so aber vor allem die Schmelzfalten weiter gebildet werden. Nach diesem Prinzip erfolgt auch die Bildung euhypsodonter Molaren mit Einfaltungen, wie etwa bei den Arvicolinae (Koenigswald 1982), es ist aber auch bei hypsodonten Bezahnungen, wie etwa der Unterkieferbezahnung von Equiden bekannt (Hoppe et al. 2004). Backenzähne mit ausgeprägten Typ 1 Schmelzinseln, wie etwa die oberen Backenzähne von Equiden, selenodonte Bezahnung von Paarhufern oder die Prämolaren von Mylagauliden, sind auf die Kieferhöhe limitiert und werden nicht euhypsodont (Fortelius 1985). Bei Arvicolinae lassen sich bei fossilen Formen Schmelzinseln finden, die aber im Zuge der Entwicklung von euhypsodonter Bezahnung reduziert werden (Koenigswald 1982). Diese Entwicklung lässt sich auch gut bei den miteinander näher verwandten Aplodontiden und Mylagauliden sehen; während sich bei Mylagauliden eine hypsodonte Bezahnung entwickelt, in der die Schmelzinseln über die

gesamte Kronenhöhe reichen, verschwinden die Schmelzinseln der Aplodontiden sehr schnell mit zunehmender Abkautung und die Bezahnung wird euhypsodont (Shotwell 1958). Allerdings sind auch einige Ausnahmen zu finden, bei denen trotz über die gesamte Kieferhöhe vorliegender Typ 1 Schmelzinseln die Kronenhöhe die Kieferhöhe übersteigt, in dem das äußere Schmelzband weiter mineralisiert wird. Dies ist etwa bei dem fossilen Equiden *Pseudhipparion*, einigen Arten von *Ovis* oder *Antilocapra americana* der Fall (Webb & Hulbert 1986).

Der Trend zur Verlängerung der seitlichen Einfaltungen und damit die Möglichkeit, auch später Schmelzinseln zu mineralisieren, ist auch bei einigen der hier untersuchten Exemplare von *Steneofiber* zu finden. STIPB-BRINKKÖTTER-14 *Steneofiber eseri* und STIPB-HaH-5086 *Steneofiber depereti* sind leicht angekaut, das tiefste Infundibulum (Fossettid 5) ist zwar geschlossen, aber noch nicht vollständig mineralisiert. Die spätere Mineralisation von Fossettid 5 ist möglich, da es aus einer Einfaltung (Flexid V) entspringt und diese über einen Großteil des Zahns erhalten bleibt, so dass darüber die Verbindung des Schmelzorgans zum lebenden Gewebe gegeben ist. Das bedeutet, dass in *Steneofiber*, ähnlich wie bei *Castor*, die vollständige Mineralisation des Schmelzanteils erst nach Eruption und beginnender Abkautung erfolgt. Obwohl *Steneofiber eseri* deutlich niedrigkroniger ist als *Castor*, zeigt sich hier schon das gleiche Prinzip, das später in *Castor* die stark hochkronige Bezahnung ermöglicht. Sowohl *Steneofiber* als auch *Castor* werden zu den Castorinae gestellt, wobei *Steneofiber* als ältester Vertreter der Gruppe gilt (Korth 2001). Generell wird eine Entwicklungslinie *Steneofiber* – *Chalicomys* – *Castor* angenommen, wobei eine Zunahme der Hypsodontie und der Länge der seitlichen Einfaltungen beobachtet werden kann (Korth 2001, Stefen 2011).

Bei UF 24297 *Mylagaulus elassos* ist nach apikal ebenfalls ein Fossettid zu finden (Fossettid 1), das, obwohl der Zahn schon leicht angekaut ist, noch nicht vollständig geschlossen ist. Das typisch fransige Aussehen des Schmelzbandes ist zwar nicht zu erkennen, dies könnte aber mit der Qualität des Scans oder des fossilen Materials zusammenhängen. Die Wurzelbildung ist noch nicht erfolgt; der apikale Teil von Fossettid 1 könnte möglicherweise auch weggebrochen sein. Allerdings erscheint das apikale Ende des Fossettids sehr glatt für eine Bruchkante und unterscheidet sich damit deutlich von der Bruchkante bei UF 24193. Da in *Mylagaulus elassos* einzig Typ 1 Schmelzinseln vorliegen, die nach Eruption und beginnender Abkautung nicht mehr mineralisiert werden können, bleibt dieses Fossettid vermutlich zeitlebens offen. Da der Zahn im apikalen Bereich noch kaum bzw. kein Dentin besitzt, kann keine Aussage darüber getroffen

werden, ob der Bereich von Fossettid 1 im weiteren Verlauf von der Seite her mit Dentin ausgefüllt wird oder als leerer Raum im Zahn bestehen bleibt. Infundibula, die nicht weiter mineralisiert werden, obwohl umliegendes Zahnmaterial gebildet wird, können auch bei Paarhufern auftreten, etwa in *Antilope cervicapra* (mündl. Mitteilung Daniela Winkler). Etwas Ähnliches ist auch in UF 24190 zu finden.

Die lokal begrenzten Grauwertänderungen, die sich nicht nur im weit apikalen Bereich finden lassen, können womöglich auf eine Störung der Mineralisation zurückgeführt werden, ebenso die Stellen, an denen Dellen oder Löcher im Schmelz zu finden sind. Eine schon genetisch vorprogrammierte geringere Mineralisation an einer Stelle, die für die Kauleistung wichtig ist und bei der eine geringere Mineralisation eine verminderte Funktionalität bedeuten würde, ist eher unwahrscheinlich. Dagegen ist der Prozess der Mineralisation durch äußere Einflüsse leicht zu beeinflussen. So führt etwa eine Krankheit des Muttertiers während der Schwangerschaft oder auch des Jungtiers, Mangel- oder Unterernährung oder die Aufnahme von Schadstoffen zu einer fehlerhaften Mineralisation (Hillson 2005). Auch ein vererbbarer Defekt kann zu Fehlern in der Schmelzbildung führen, wie die sogenannte „Amelogenesis imperfecta“, die auch bei Menschen bekannt ist (Hillson 2005). Die häufigsten Fehlbildungen sind Hypoplasie oder Hypokalzifikation.

Hypoplasie tritt in Form von Rillen oder Gruben auf der Schmelzoberfläche auf; dies kann soweit führen, dass gesamte Schmelzbereiche fehlen (Hillson 2005). Der Schmelz an sich ist vollständig mineralisiert, allerdings treten lokal Änderungen in der Schmelzdicke auf (Hillson 2005). Die Abnahme der Schmelzbanddicke bis hin zu vollständigen Löchern in dem hier untersuchten Material könnte auf Hypoplasie zurückzuführen sein. Allerdings treten die Effekte hier nur vereinzelt auf, während bei Hypoplasie oft der komplette Zahn an mehreren Stellen betroffen ist. Da Hypoplasie während der Schmelzbildung auftritt, ist sie oft in Lagen über den kompletten Zahnumfang zu finden (Hillson 2005). Dies ist in den meisten hier untersuchten Exemplaren nicht der Fall.

Eine Ausnahme bildet STIPB M 1122 *Myocastor coypus*. Hier zeigt der m2 in Lingualansicht am äußeren Schmelzband mehrere Einbuchtungen, die in einer Reihe von mesial nach distal liegen (**Abb. 4-49 A**). Dies ist auch anhand der  $\mu$ CT-Bilder in beiden m2 zu erkennen. Diese deuten auf eine Hypoplasie hin. Da die anderen Zahnpositionen sowohl im Unter- als auch im Oberkiefer nicht betroffen sind, handelt es sich vermutlich um einen zeitlich stark begrenzten Einfluss, der nur während der Bildung des m2 aktiv war, wie etwa eine kurze Krankheit oder zeitweilige Mangelernährung.

Bei der Hypokalzifikation dagegen ist stellenweise der Schmelz nicht vollständig mineralisiert worden, weist aber seine normale Dicke auf (Hillson 2005). Auch hier liegt der Ursprung in einer Störung während des Bildungsprozesses des Zahnschmelzes. Wie bei der Hypokalzifikation sind diese Stellen häufig über den gesamten Zahn verteilt (Hillson 2005). Bei dem hier untersuchten Material sind allerdings meist nur vereinzelt solche Stellen zu finden.

Die häufigste Ursache für die Demineralisation von Zahnmaterial, sei es Schmelz, Dentin oder Zement, ist der Befall durch Karies (Hillson 2005). Der Zerfall beginnt an einer Stelle und breitet sich dann von dort aus. Dabei macht er nicht an der Grenze von Schmelz zu Dentin halt, sondern zersetzt auch das Dentin. An der Übergangsstelle Schmelz/Dentin verbreitert sich der befallene Bereich (Hillson 2005). Dadurch ergibt sich ein typisches Bild im  $\mu$ CT-Scan. Bei Pferden können neben der Zahnoberfläche auch die Infundibula von Karies betroffen sein (Hillson 2005); daher könnte dies auch bei den hier untersuchten Arten der Fall sein. Neben den Infundibula sind auch Zahnzwischenräume anfällige Bereiche für Karies. Ausgelöst wird Karies durch einen hohen Anteil von Zucker in der Nahrung, weshalb vor allem frugivore Arten einen Kariesbefall zeigen können (Hillson 2005).

In dieser Arbeit sind demnach sowohl *Cuniculus paca* als auch die beiden Arten von *Dasyprocta* prädestiniert, da beide einen hohen Anteil von Früchten in ihrer Nahrung zeigen (Dubost & Henry 2006, Townsend & Croft 2008) und bei beiden Taxa bereits Karies beschrieben wurde (Sone et al. 2005).

Das Exemplar ZMH 3572 *Cuniculus paca* zeigt schon bei einfacher Betrachtung schwarz verfärbte und fehlende Bereiche der dP4 und auch der M1. Dass es sich hierbei nicht um einfache Verfärbungen, sondern tatsächlich um Kariesbefall handelt, zeigen die Bilder des  $\mu$ CT-Scans. Es sind großflächige Änderungen des Grauwertes zu finden; ebenso zeigt das äußere Schmelzband im Kontaktbereich des angrenzenden Zahns (Zahnzwischenraum von dP4 und M1 sowie M1 und M2) immer wieder Änderungen der Grauwerte.

Im Unterkiefer dagegen sind nur leichte Verfärbungen zu erkennen, was sich in nur leichten Grauwertänderungen widerspiegelt. Allerdings lassen sich auch hier Löcher im äußeren Schmelzband finden, die auf einen Kariesbefall hindeuten. Interessanterweise weist der rechte p4 an einer Stelle, die noch im Kieferknochen sitzt, ebenfalls einen größeren Kariesbefall auf, der einen Bereich des äußeren Schmelzbandes komplett

aufgelöst und auch das dahinterliegende Dentin angegriffen hat. Auch der interne Bereich der Infundibula ist befallen.

Bei dem Exemplar STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* lässt sich die ein oder andere Stelle finden, an denen das äußere Schmelzband unterbrochen ist. Ob es sich dabei allerdings um Kariesbefall handelt, ist fraglich, da die typischen Grauwertänderungen, sowohl im Schmelz als auch im Dentin, nicht zu erkennen sind. Vermutlich sind an diesen Stellen Teile des äußeren Schmelzbandes weggebrochen. Diese sind auch auf der Fotografie der Bezahnung zu erkennen. Selbst wenn es sich dabei um Karies handeln sollte, tritt dies in deutlich geringerem Maße als bei ZMH 3572 *Cuniculus paca* auf. Bei ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* könnte im internen Bereich der Infundibula etwas Karies zu finden sein. Ansonsten scheint keine Karies vorhanden zu sein. Obwohl beide Arten frugivor sind, scheint der Anteil an Früchten bei *Dasyprocta* im Vergleich etwas höher zu sein als bei *Cuniculus* (Dubost & Henry 2006). Demnach erscheint es merkwürdig, dass *Dasyprocta* keine Karies aufweist, *Cuniculus* dagegen schon. Die Erklärung könnte in der Herkunft des hier untersuchten Materials liegen. Das Exemplar ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* ist ein Wildfund, möglicherweise handelt es sich bei STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* ebenfalls um ein Wildtier. ZMH 3572 *Cuniculus paca* stammt dagegen aus dem Tierpark Hagenbeck. Es scheint, dass die Wildformen, die saisonal auch auf andere Nahrungsquellen zurückgreifen und dadurch eine etwas ausgewogenere Ernährung besitzen, eine gesündere Lebensweise aufweisen als das in Gefangenschaft gehaltene Exemplar, das möglicherweise fast ausschließlich mit Früchten ernährt wurde. Dazu passt, dass das ebenfalls aus dem Tierpark Hagenbeck stammende Exemplar ZMH 7515 *Hystrix indica* auch Spuren von Kariesbefall aufweist. In freier Wildbahn stehen zwar zwischenzeitlich auch Früchte auf dem Speiseplan, überwiegend ernährt sich *Hystrix* aber von verschiedenen Komponenten von Pflanzen, wie Wurzeln, Rinde oder Blättern (Barthelmess 2006, Pervez et al. 2009, Hafeez et al. 2011). Bei den anderen hier untersuchten Arten scheint kein Kariesbefall vorzuliegen.

### 7.3 Funktionelle Strukturdichte

Der unterschiedliche Verlauf der funktionellen Strukturdichte bei den verschiedenen Arten kann mit der Morphologie der internen Strukturen erklärt werden. In den Arten, in denen die funktionelle Strukturdichte kontinuierlich abnimmt, nimmt auch die Anzahl der Schmelzinseln mit zunehmender Abkautung schrittweise ab. Zusätzlich verjüngen sich

die Schmelzinseln nach apikal. Kauleistung wird in den letzten Abkaustadien nur noch von dem äußeren Schmelzband sowie dem letzten verbliebenen Infundibulum erbracht. Dies ist z.B. gut bei ZMH 7515 *Hystrix indica* zu erkennen.

Allerdings scheint es auch hier Ausnahmen zu geben. STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* und ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* zeigen sowohl in der Ober- als auch in der Unterkieferbackenbezahnung eine kontinuierliche Abnahme der funktionellen Strukturdichte. Die Infundibula enden allerdings alle etwa auf einer Höhe; eine Verjüngung der Strukturen ist zwar vorhanden, allerdings nicht stark ausgeprägt. Es scheint, dass, obwohl über einen Großteil der Zahnhöhe die meisten Infundibula vorhanden sind, die geringfügige Längenabnahme ausreicht, um die funktionelle Strukturdichte zu verringern. Allerdings zeigen beide Arten gerade zu Beginn der Abkautung eine geringfügigere Abnahme als es z.B. bei ZMH 7515 *Hystrix indica* zu erkennen ist.

Auch bei STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* und ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* enden die Infundibula etwa auf einer Höhe und verjüngen sich nicht stark nach apikal. Der starke Abfall der funktionellen Strukturdichte ist in diesen Fällen damit zu erklären, dass es sich um relativ niedrigkronige Arten handelt und dadurch auch die Infundibula recht schnell verschwinden. Im M3/m3 von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus*, der im unangekauften Zustand vorliegt und damit die ursprüngliche Kronenhöhe aufweist, zeigt die funktionelle Strukturdichte einen nur leichten Rückgang zu Beginn der Abkautung.

In den Arten, die über den Großteil der Zahnhöhe annähernd gleichbleibende Werte für die funktionelle Strukturdichte aufweisen, enden die Infundibula fast alle etwa auf einer Höhe. Gleichzeitig zeigen die Infundibula nach apikal nur eine sehr geringe Größenabnahme. Dies ist vor allem bei ZMH 3572 *Cuniculus paca* zu finden.

Bei STIPB M 1137 *Hystrix cristata*, bei dem ein unterschiedliches Verhalten der funktionellen Strukturdichte in der Ober- und Unterkieferbackenbezahnung festgestellt werden kann, enden die Infundibula sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer annähernd auf einer Höhe, nach apikal ist nur eine leichte Verjüngung festzustellen. Allerdings verschwindet in der Oberkieferbackenbezahnung eine der Fossetten (Fossette 4) deutlich vor den anderen, im M1 schon nach etwa der Hälfte der noch vorliegenden Zahnhöhe, im M2 nur etwas später. Dieses ist in der Unterkieferbackenbezahnung nicht zu finden; hier enden tatsächlich alle Fossettide auf einer Höhe.

Das Wegfallen eines einzelnen Infundibulums, und ist dieses auch nur ein kleines Element, scheint schon eine große Wirkung auf die funktionelle Strukturdichte zu haben.

Dieses könnte auch die Erklärung für den Verlauf der funktionellen Strukturdichte bei STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina* und ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* sein. Bei beiden Arten endet eine der Fossetten (Fossette 4) etwas vor den anderen. In der Unterkieferbackenbezahnung enden zumindest abgespaltene Elemente etwas vor den Übrigen.

Der Anstieg der funktionellen Strukturdichte in den ersten Schnittebenen einiger Arten hängt damit zusammen, dass die Backenbezahnung von vielen herbivoren Arten erst im angekauften Zustand ihre volle Funktionalität erreicht, da die zum Zerreiben der Nahrung notwendigen Schmelzbänder erst freigelegt werden müssen (Rensberger 1973, Janis & Fortelius 1988, Koenigswald et al. 1994). Interessanterweise zeigen einige der unangekauften Zahnpositionen zu Beginn der Abkautung keinen Anstieg der funktionellen Strukturdichte, wie etwa der P4 von ZMH 3572 *Cuniculus paca*. Hier ist stattdessen ein Rückgang der funktionellen Strukturdichte zu finden. Worauf dieser zurückzuführen ist, kann nicht gesagt werden. Auch beim M3 von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* ist kein Anstieg der funktionellen Strukturdichte zu finden; die Werte bleiben in den ersten drei Schnittebenen aber annähernd konstant, bevor sie zu sinken beginnen.

Bei einigen Taxa ist zwischendurch ein größerer Anstieg der funktionellen Strukturdichte zu finden, der nicht in Zusammenhang mit unangekauften Zahnpositionen steht. Zum Teil dürften Beschädigungen des äußeren Schmelzbandes und auch der internen Strukturen für ungenaue Werte der funktionellen Strukturdichte sorgen, wie es etwa beim M1 von ZMH 3572 *Cuniculus paca* der Fall ist.

In anderen Fällen ist der Grund für die Zunahme der funktionellen Strukturdichte nicht zu erkennen. So zeigt etwa der m2 von ZMH 3572 *Cuniculus paca* über mehrere Schnittebenen eine ständige Zunahme der funktionellen Strukturdichte, rein morphologisch sind aber keine Unterschiede in den Schnittebenen festzustellen. Eine Zunahme der Schmelzbandlänge, die schließlich zu einer höheren funktionellen Strukturdichte führt, ist vor allem beim äußeren Schmelzband zu sehen. Aber auch die in Schnittebene 5 zu beobachtende Verbreiterung der Fossettide in mesiodistale Richtung trägt zu den hohen Werten für die funktionelle Strukturdichte in Schnittebene 5 bei.

Die Isolation eines Flexus/Flexids vom äußeren Schmelzband liefert möglicherweise eine Erklärung für den Anstieg der funktionellen Strukturdichte. So kann etwa im M1 von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* der Anstieg der funktionellen Strukturdichte von Schnittebene 1 bis Schnittebene 3 gleichgesetzt werden mit der Isolation von Flexus III in Schnittebene 2 und Flexus II in Schnittebene 3. Allerdings zeigt in der

Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* die funktionelle Strukturdichte keine Zunahme bei der Isolation von Flexid II des m1 in Schnittebene 3. Eine Zunahme der funktionellen Strukturdichte ist aber in Schnittebene 4 mit Isolation von Flexid I und Flexid III zu erkennen. Dieser Zusammenhang ist auch im M1 von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* und M3 von ZMH 3572 *Cuniculus paca* zu beobachten. Möglicherweise spielt beim M3 von ZMH 3572 *Cuniculus paca* aber auch die gleichzeitige Aufspaltung von Flexus I in zwei Elemente eine Rolle. Die Aufspaltung von Flexus I im M2 dagegen scheint keinen so großen Einfluss auf die funktionelle Strukturdichte zu haben. Auch bei den anderen Arten ist bei Aufspaltungen von Infundibula meist ein Rückgang der funktionellen Strukturdichte zu erkennen. Ob es sich hierbei aber um den normalen Rückgang durch fortschreitende Abkautung handelt oder die Aufspaltung selbst einen entscheidenden Einfluss hat, kann nicht gesagt werden.

Der Einfluss von Isolation oder Aufspaltung auf die funktionelle Strukturdichte scheint bei einem Vergleich der betroffenen Schnittebenen bei allen Arten eher negativer Art zu sein. In Schnittebenen, in denen im Vergleich zur vorherigen Schnittebene einzig Strukturen isoliert werden und sonst keine weiteren Änderungen zu erkennen sind, sinkt in 68% der Schnittebenen die funktionelle Strukturdichte ab. Nur in 23% ist eine Zunahme der funktionellen Strukturdichte zu erkennen (**Tab. 7-2**). Auch bei Aufspaltungen sinkt in 67% die funktionelle Strukturdichte, nur in 22% steigt sie an (**Tab. 7-2**). Natürlich können auch weitere Einflüsse eine Rolle spielen, die nicht so einfach zu erkennen sind.

Der größte Einfluss auf den Rückgang der funktionellen Strukturdichte geht von der Reduktion der Infundibula aus (99% der Fälle). Dabei sinkt die funktionelle Strukturdichte in der Regel stärker als bei der Isolation oder bei einer Aufspaltung. Dies ist z.B. beim P4 von ZMH 7515 *Hystrix indica* zu erkennen.

**Tab. 7-2:** Anzahl sämtlicher Schnittebenen, in denen nur Schmelzfalten isoliert werden oder Aufspaltungen zu finden sind und Schnittebenen mit Reduktion von Schmelzinseln sowie die damit einhergehenden Änderungen der funktionellen Strukturdichte ( $D_e$ ).

	Isolation		Aufspaltung		Reduktion	
Anzahl	gesamt	Prozent	gesamt	Prozent	gesamt	Prozent
insgesamt	65	100	27	100	108	100
neg. $D_e$	44	68	18	67	107	99
gleiche $D_e$	6	9	3	11	0	0
pos. $D_e$	15	23	6	22	1	1



Die deutlich höheren Werte für die funktionelle Strukturdichte des M3 von ZMH 3572 *Cuniculus paca* könnten mit der zusätzlichen Einfaltung in dieser Zahnposition zusammenhängen. Bei Arvicolinae ist ebenfalls eine höhere funktionelle Strukturdichte bei Arten zu finden, die zusätzliche Dentindreiecke aufweisen (Herrmann 2002). Durch die Steigerung der funktionellen Strukturdichte im hinteren Teil der Bezahnung bei *Cuniculus paca* kann der Rückgang der funktionellen Strukturdichte in den stärker abgenutzten vorderen Zahnpositionen kompensiert werden. Interessanterweise zeigen die anderen hier untersuchten Taxa in der Regel im M3/m3 die niedrigsten Werte für die funktionelle Strukturdichte. Da der M3/m3 erst später eruptiert, müssen der M1/m1 und M2/m2 eine recht hohe Kauleistung bringen, bis der M3/m3 eruptiert. Ein M3/m3 mit hoher funktioneller Strukturdichte, der den Rückgang der funktionellen Strukturdichte mit zunehmender Abkautung des M1/m1 und M2/m2 wieder ausgleichen würde, wäre sinnvoll. Zum Teil zeigt auch der P4/p4, der nach dem M3/m3 eruptiert, eine hohe funktionelle Strukturdichte, um eine hohe Kauleistung der Bezahnung auch in älteren Adultstadien zu gewährleisten. Möglicherweise spielt auch die Lebenserwartung der Tiere und die dabei erreichte maximale Abnutzung der Zahnpositionen eine Rolle. Bei den meisten hier untersuchten Arten sind Wildfunde bekannt, bei denen die Bezahnung stark abgenutzt ist und ein dieser Arbeit entsprechendes spätes Abkaustadium (F-H) vorliegt (z.B. Hagmann 1907, van Aarde 1985, van Weers 1990, Roze 2009). Dies ist vor allem in den M1/m1 und M2/m2 zu finden, die immerhin am längsten in Funktion sind. Die später eruptierten M3/m3 und P4/p4 zeigen dementsprechend eine weniger starke Abnutzung. Demnach kann der Verlauf der funktionellen Strukturdichte den tatsächlichen Verlauf während der Lebensspanne wiedergeben, auch wenn vermutlich nur ein Bruchteil der wildlebenden Individuen tatsächlich ein so hohes Alter und damit spätes Abkaustadium erreicht.

Für *Cuniculus paca* sind Wildfunde beschrieben, deren Abnutzung dem in dieser Arbeit entwickelten Abkaustadium F entspricht (Hagmann 1907). Da diesen kein Alter zugeordnet wurde, kann nicht gesagt werden, ob auch ältere Individuen existieren. Das Maximalalter für *Cuniculus paca* in freier Wildbahn liegt bei etwa zwölf Jahren (Pérez 1992). Bei ZMH 3572 *Cuniculus paca* setzt der Rückgang der funktionellen Strukturdichte ab Abkaustadium E ein, damit ist auch bei dieser Art vermutlich über den Großteil der Lebensspanne eine hohe Funktionalität der Bezahnung gegeben.

Die Bezahnung von *Dasyprocta leporina croconata* zeigt ebenfalls ein Abkaustadium F entsprechende Abnutzung (Hagmann 1907). Wie für *Cuniculus paca* ist auch für *Dasyprocta leporina croconata* kein Alter angegeben. Bei beiden in dieser Arbeit

untersuchten Arten von *Dasyprocta* nimmt die funktionelle Strukturdichte kontinuierlich ab, allerdings ist ein stärkerer Rückgang ab Abkaustadium D-E zu erkennen. So scheint auch bei *Dasyprocta* über den größten Teil der Lebensspanne ein gewisses Maß an Funktionalität gegeben zu sein.

*Myocastor coypus* erreicht in freier Wildbahn ein Maximalalter von etwa sechs Jahren (Woods et al. 1992). Die ältesten Individuen zeigen starke Abnutzung vor allem in den vorderen beiden Zahnpositionen (Willner et al. 1982). Die ältesten von Rusconi (1930) untersuchten Wildtiere zeigen eine Abnutzung des M1/m1, die dem Abkaustadium E bzw. D entspricht. Leider ist für diese Tiere kein genaues Alter angegeben, so dass nicht gesagt werden kann, ob auch spätere Abkaustadium vorkommen. Die beiden in dieser Arbeit untersuchten Individuen von *Myocastor coypus* zeigen einen Rückgang der funktionellen Strukturdichte ab Abkaustadium D, so dass vermutlich über den größten Teil ihres Lebens ein hohes Maß an Funktionalität der Bezahnung gegeben ist.

Bei der Untersuchung von Wildfunden von *Hystrix brachyura* von van Weers (1990) lassen sich Entsprechungen zu den Abkaustadien E-F dieser Arbeit finden, für *Hystrix africaeaustralis* sogar Abkaustadien G-H (van Aarde 1985). Für *Hystrix africaeaustralis* wird eine Lebenserwartung in freier Wildbahn von etwa zehn Jahren beschrieben (Barthelmess 2006), in der die Bezahnung anscheinend bis auf das äußere Schmelzband abgenutzt wird und damit nur noch eine sehr geringe funktionelle Strukturdichte aufweist. Auch bei *Erethizon dorsatum* wird bei alten Individuen eine Abnutzung bis auf das äußere Schmelzband beschrieben (Abkaustadium H) (Roze 2009); die Lebensspanne in freier Wildbahn kann bei einigen Tieren immerhin bis zu 21 Jahren betragen (Roze & Ilse 2003). Somit wird bei *Erethizon dorsatum* die Bezahnung so weit heruntergekaut, bis nur noch eine sehr geringe funktionelle Strukturdichte vorhanden ist.

In Gefangenschaft kann *Thryonomys swinderianus* ein Alter von etwa sieben bis neun Jahren erreichen (Opara 2010). Über die Lebenserwartung von freilebenden Individuen ist nichts bekannt, ebenso wenig über die Abnutzung der Bezahnung in alten Tieren. Da bei der Nahrungszerkleinerung die Inzisiven eine große Rolle spielen, wird die Backenbezahnung wenig beansprucht (Ewer 1969). Daher kann nicht gesagt werden, in wie weit die hier angelegten Schnittebenen der tatsächlich erreichten Abnutzung der Bezahnung entsprechen.

*Castor* sp. kann in freier Wildbahn bis zu zehn Jahren, in Einzelfällen sogar bis zu 21 Jahren alt werden (Larson 1967). Die Schmelzinseln verschwinden erst ab zwölf Jahren oder älter (Piechocki & Stiefel 1977, Mayhew 1979), dies würde in dieser Arbeit etwa Abkaustadium F entsprechen. Da der Rückgang der funktionellen Strukturdichte bei

STIPB MaÜ 2 *Castor fiber* etwa ab Abkaustadium D-F (Abkaustadium E ist nicht vorhanden) stark zunimmt, zeigt sich eine gleichbleibend hohe funktionelle Strukturdichte über die gesamte Lebensspanne der meisten Tiere.

Die große Spanne der Werte für die funktionelle Strukturdichte von *Mylagaulus elassos* aus dem Obermiozän Floridas kann mit der hohen Variabilität des  $p_4$  erklärt werden, in dem die Anzahl der vorliegenden Schmelzinseln durch Aufspaltung stark variieren kann und die Schmelzinseln auf der Okklusalfäche zum Teil sehr nah beieinanderliegen. Außerdem sind in einigen Exemplaren zusätzliche Schmelzinseln zu finden, die für eine höhere funktionelle Strukturdichte sorgen, etwa bei UF 24187. Ein Teil der hohen Variabilität lässt sich auch mit dem Erhaltungszustand des Materials erklären. Abgebrochene Bereiche des äußeren Schmelzbandes führen zu ungenauen Ergebnissen bei den Messungen.

Hohe Werte der funktionellen Strukturdichte sind vor allem bei abrasiver Nahrung oder der Nahrung anhängenden Staubpartikeln sinnvoll. Als grabende, grasfressende Form trifft vermutlich beides auf *Mylagaulus* zu. Gailer et al. (2016) zeigte allerdings, dass zumindest bei Boviden Grasfresser nicht unbedingt höhere Werte für die funktionelle Strukturdichte aufweisen müssen als Laubfresser. Nur eine Art (*Hippotragus equinus*) weist deutlich höhere Werte auf als die anderen Grasfresser, gleichzeitig besitzt sie auch die größte Spannweite, die Werte variieren von 11-17 bei acht untersuchten Individuen etwa gleichen Abkaustadiums (Gailer et al. 2016). Die Werte der anderen Grasfresser weisen darauf hin, dass auch eine geringere funktionelle Strukturdichte für die Verarbeitung von Gras geeignet sein kann (Gailer et al. 2016). Möglicherweise trifft dies auch auf *Mylagaulus elassos* zu; Individuen mit einer geringeren funktionellen Strukturdichte hätten damit nicht unbedingt einen evolutiven Nachteil denen gegenüber, die eine höhere funktionelle Strukturdichte besitzen. Gailer et al. (2016) deuten die hohen Werte für *Hippotragus equinus* als phylogenetisches Signal und nicht als Anpassung an abrasive Nahrung. Da es sich bei *Mylagaulus elassos* um einen verhältnismäßig kleinen Mylagauliden handelt, dessen Bezahnung ebenfalls nicht so groß und die Okklusalfäche nicht so komplex ausgebildet ist (Baskin 1980), könnten die hohen Werte der funktionellen Strukturdichte Teil des Erbguts sein, das bei einigen Individuen schon in Reduktion begriffen ist. Baskin (1980) deutet die Reduktion der Körpergröße von *Mylagaulus elassos* als Ergebnis einer Progenese, um mit früherer Geschlechtsreife und schnellerer Fortpflanzung an einen sich schnell ändernden Lebensraum angepasst zu sein. Im Gegensatz zu dem Großteil der Mylagauliden, die im Nordwesten von Amerika

in sich klimatisch nur langsam ändernden Gegenden vorkamen, stammt *Mylagaulus elassos* aus Florida mit sich schnell ändernden Lebensräumen (Baskin 1980). Um sich entsprechend schnell an sich ändernde Bedingungen anpassen zu können, ist eine hohe intraspezifische Variabilität von Nöten, die sich bei *Mylagaulus elassos* unter anderem durch die unterschiedliche funktionelle Strukturdichte zeigt. Selbst ohne die sich schnell wechselnden Bedingungen war das obermiozäne Klima in Florida deutlich walddreicher und feuchter als in Nordwestamerika, wo große Grassteppen verbreitet waren (Baskin 1980). Die Mylagauliden aus Florida könnten damit durchaus eine etwas andere Ernährungsweise besessen haben als ihre nordwestlichen Verwandten und damit nicht so hohe Werte für die funktionelle Strukturdichte benötigen. Eine höhere funktionelle Strukturdichte wäre aber evolutiv auch kein Nachteil, so dass die große Spanne der funktionellen Strukturdichte der hier vorliegenden Arten zu erklären wäre. Um zu testen, ob und wie weit sich *Mylagaulus elassos* tatsächlich von den anderen Mylagauliden unterscheidet, müssten weitere Gattungen und Arten in die Analyse einbezogen werden. Da rein morphologisch eine hohe intraspezifische Variabilität bei Mylagauliden aus dem Nordwesten Amerikas bekannt ist (Calede & Hopkins 2012b), wäre es möglich, dass auch hier die funktionelle Strukturdichte variiert.

Die funktionelle Strukturdichte der hier untersuchten Arten scheint nicht in Verbindung mit der Nahrung oder der Ausprägung der Hypsodontie zu stehen. Bei den hier untersuchten Arten handelt es sich zwar allesamt um herbivore Formen, die Art der pflanzlichen Bestandteile variiert allerdings. Sowohl *Cuniculus* als auch *Dasyprocta* ernähren sich überwiegend von Früchten, wenn diese vorhanden sind (Smythe 1978, Henry 1999, Dubost & Henry 2006, Townsend & Croft 2008). *Hystrix* nimmt hin und wieder auch tierische Elemente wie Insekten, kleine Wirbeltiere oder sogar Aas zu sich (Nowak 1991, Barthelmess 2006, Pervez et al. 2009). Bei *Castor* sind es vor allem Baumbestandteile wie Zweige, Rinde und Wurzeln, die den Hauptteil der Nahrung ausmachen (Jenkins & Busher 1979, Nowak 1991). Trotz dieser Unterschiede liegt die funktionelle Strukturdichte bei den meisten Arten in einem vergleichbaren Bereich. Ausnahmen bilden etwa die Oberkieferbezahnung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum*, einige Individuen von *Mylagaulus elassos* sowie beide untersuchten Arten von *Castor*. *Erethizon* nimmt wie *Castor* ebenfalls einen hohen Anteil an Zweigen und Rinde zu sich (Murie 1926, Curtis & Kozicky 1944). *Erethizon* zeigt eine eher gering ausgeprägte Hypsodontie, während *Castor* extrem hypsodont ist. Zweige und Rinde ist auch ein Bestandteil der Nahrung von *Myocastor* (Woods et al. 1992, Townsend & Croft

2008), bei dem der Unterkiefer auch hohe Werte für die funktionelle Strukturdichte aufweist. Allerdings zeigen bei dem ontogenetisch älteren Individuum STIPB M 1122 *Myocastor coypus* der dp4 und m1 eine verhältnismäßig geringe funktionelle Strukturdichte, die durch die hinteren Zahnpositionen kompensiert werden muss.

Von *Mylagaulus elassos* ist die genaue Nahrungsquelle nicht bekannt; aufgrund der Bezahnung wird vermutet, dass es sich um einen Grasfresser handelt (Fagan 1960, Webb 1966). Daher sind hier hohe Werte für die funktionelle Strukturdichte bei stark abrasiver Nahrung nicht verwunderlich. Dazu passt auch die im Vergleich recht hochkronige Bezahnung. *Thryonomys* ist ebenfalls Grasfresser; die Bezahnung ist allerdings nicht sehr hochkronig und auch die Werte für die funktionelle Strukturdichte liegen in einem niedrigen Bereich. Dies kann damit erklärt werden, dass *Thryonomys* bei der Nahrungsaufnahme und -zerkleinerung vornehmlich seine Inzisiven verwendet und nur in geringerem Maße die Prämolaren und Molaren (Ewer 1969).

Bei Bovidae ist ebenfalls kein Zusammenhang zwischen der funktionellen Strukturdichte und der Nahrung zu finden (Gailer et al. 2016). Mit wenigen Ausnahmen ist die funktionelle Strukturdichte von Grasfressern, Laubfressern und Tieren, die sich sowohl von Gras und Laub ernähren, sehr ähnlich (Gailer et al. 2016). Die einzige untersuchte frugivore Art zeigt im Verhältnis allerdings recht geringe Werte (Gailer et al. 2016). Für Arvicolinae scheint eine Unterteilung in Nahrungskategorien anhand der funktionellen Strukturdichte allerdings zu funktionieren (Herrmann 2002). Grasfresser zeigen deutlich höhere Werte als etwa Arten, die sich von Wurzeln ernähren (Herrmann 2002). Möglicherweise ist die Einteilung der hier untersuchten Arten nicht möglich, da mit Ausnahme von *Mylagaulus* und *Thryonomys* kein hauptsächlicher Grasfresser vorhanden ist. *Mylagaulus* zeigt tatsächlich hohe Werte für die funktionelle Strukturdichte. Da *Thryonomys* so eine spezielle Art der Nahrungsaufnahme zeigt, ist seine Bezahnung nicht typisch für einen Grasfresser. Allerdings zeigen auch die beiden frugivoren Arten nicht im Verhältnis etwas niedrigere Werte für die funktionelle Strukturdichte, wie es etwa bei Boviden der Fall zu sein scheint. Ein weiteres Problem ist sicher die Morphologie der Okklusalfäche, die stark vom Abnutzungsgrad abhängt. Selbst Schnittebenen verschiedener Zahnpositionen einer Zahnreihe, die einem ähnlichen Abkaustadium zugeordnet wurden, können sich zum Teil stark in der funktionellen Strukturdichte unterscheiden.

## 7.4 Winkelverteilung

Die hier untersuchten Arten zeigen alle eine Orientierung der Schmelzbandwinkel um einen bestimmten Wertebereich herum, der je nach Taxon variieren kann. Eine Verteilung über den gesamten Wertebereich wäre funktionell nicht sinnvoll, da so nicht die höchstmögliche Funktionalität erreicht werden kann. Schneidkanten, die parallel zur Kaurichtung stehen, können während des Kauvorgangs keine Nahrung zerkleinern und sind somit nutzlos (Koenigswald 1980). Ebenfalls ungünstig sind Schneidkanten, die genau im rechten Winkel zur Kaurichtung stehen, da so der Kontakt der oberen und unteren Schneidkanten über ihre gesamte Länge erfolgt und daher der ausübende Druck der Kaumuskulatur unverhältnismäßig groß werden muss (Koenigswald 1980). Die höchste Funktionalität erreichen Schneidkanten, die in einem leicht schrägen Winkel zur Kaurichtung stehen, da so die Kontaktfläche minimiert und gleichzeitig die Dauer des Kontakts der Schmelzbänder verlängert werden kann (Rensberger 1973, Koenigswald 1980). Der Wertebereich um 90° taucht daher in den Richtungsrosen der meisten hier untersuchten Arten nur mit geringen Häufigkeiten auf. In der Regel liegt der Hauptwertebereich der Oberkieferbackenbezahnung etwas unter, der der Unterkieferbackenbezahnung über 90°. Somit ergibt sich die für den Kauvorgang nötige in Ober- und Unterkiefer versetzte Schrägstellung der Schneidkanten. Der Winkel, in dem die beiden Schneidkanten zueinanderstehen, variiert je nach Taxon. Eine Ausnahme bildet ZMH 3572 *Cuniculus paca*, bei dem sowohl der Ober- als auch der Unterkiefer große Häufigkeiten um den Bereich von 90° zeigen. Allerdings sind auch hier die Peaks mit den größten Häufigkeiten meist bei 90° plus/minus 10° zu finden. Die Mittelwerte der Oberkieferbackenbezahnung liegen in der Regel etwas über denen der Unterkieferbackenbezahnung, so dass auch hier die Schneidkanten gegeneinander versetzt sind. Je nach Morphologie der Schmelzbänder kann der Winkel zwischen Ober- und Unterkiefer variieren. So zeigen geradlinig verlaufende Schmelzbänder einen engeren Winkel, bei gebogenen Schmelzbändern ist der Winkel größer (Schmidt-Kittler 1984). Dies ist auch bei den hier untersuchten Taxa zu finden. Bei Arten mit einem geradlinigen Verlauf der Schmelzbänder, wie ZMH 3572 *Cuniculus paca* und beiden Arten von *Castor*, ist der Winkel zwischen Ober- und Unterkieferbezahnung eher gering (z.B. 20-30° bei ZMH 3572 *Cuniculus paca*). Dagegen zeigen Arten mit gebogenen Schmelzbändern, wie bei beiden Arten von *Dasyprocta* und *Hystrix*, deutlich größere Winkel zwischen Ober- und Unterkieferbezahnung (z.B. 50-80° bei ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*). Dies entspricht den Beobachtungen von Schmidt-Kittler (1984), der

Winkel von 30° bei Arten mit geraden Schmelzbändern (*Lagostomus*, *Chinchilla*) bzw. 60-70° bei Arten mit gebogenen Schmelzbändern (Microtinae, Archaeomyinae) gemessen hat. Bei Nagetieren sind die Schmelzbänder der Oberkieferbackenbezahnung häufig konkav nach distal, in der Unterkieferbackenbezahnung konkav nach mesial gebogen (Rensberger 1973, Schmidt-Kittler 1984). Dadurch ergibt sich der Vorteil, dass Nahrungspartikel während des Kauvorgangs mitgenommen und zwischen den Schmelzbändern eingeeignet werden (Rensberger 1973, Schmidt-Kittler 1984). Bei geraden Schmelzbändern kann die Nahrung leichter zur Seite ausweichen, daher muss der Winkel hier geringer sein (Schmidt-Kittler 1984), am besten unter 45°, da hier die größte Seitwärtsbewegung der Nahrung stattfindet (Rensberger 1973).

Da von den untersuchten Exemplaren von *Mylagaulus elassos* leider keine Striationen genommen werden konnten und die Einregelung der Schnittebenen daher über die Orientierung der Schmelzbänder in einem Winkel von 90° erfolgte, dürfen die sich ergebenden Werte nicht als festgesetzt betrachtet werden. Aus diesem Grund kann leider auch nichts über die Stellung der Schneidkanten von Ober- und Unterkieferbezahnung zueinander gesagt werden. Die großen Unterschiede des Mittelwerts der einzelnen  $p_4$ , der in einem Bereich zwischen 70°-85° schwankt, sind vermutlich ebenfalls auf die Einregelung der Schnittebenen zurückzuführen. Obwohl versucht wurde, jedes Exemplar in gleicher Orientierung auszurichten, können schon geringfügige Unterschiede bei der Einregelung zu anderen Mittelwerten führen. Was anhand der Werte für  $r$  allerdings ausgesagt werden kann, ist, dass die einzelnen Schmelzbänder nahezu parallel zueinander ausgerichtet sind.

Die größtmögliche Funktionalität ergibt sich bei mehr oder weniger parallel zueinanderstehenden Schneidkanten, die nach Möglichkeit im gleichen Abstand zueinander auf der Okklusalfäche verteilt sind (Schmidt-Kittler 2002). Ob Schneidkanten parallel zueinander angeordnet sind, lässt sich durch enge Wertebereiche der Winkelverteilung in den Richtungsrosen erkennen. Inwieweit sie im gleichen Abstand zueinander angeordnet sind, lässt sich durch die Winkelmessung aber nicht bestimmen. Enge Wertebereiche der Winkelverteilung zeigen ZMH 3572 *Cuniculus paca*, STIPB M 3346 *Castor canadensis* sowie STIPB MaÜ 2 *Castor fiber*, in denen die parallel zueinanderstehenden Schmelzelemente über einen langen Zeitraum erhalten bleiben. Dies ist ebenfalls bei *Mylagaulus elassos* zu beobachten, bei dem die Schmelzinseln ebenfalls zum Großteil parallel zueinander liegen und die Infundibula erst im späten Abkaustadium verschwinden. Bei den übrigen untersuchten Arten ist zwar auch ein Großteil der Falten bzw. Inseln parallel zueinander ausgerichtet, es sind aber auch immer

wieder Elemente zu finden, die schräg dazu liegen. Dies zeigt sich in etwas breiteren Wertebereichen in den Richtungsrosen, etwa in ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* im Vergleich zu ZMH 3572 *Cuniculus paca* oder *Castor*. Ein Effekt, der ebenfalls durch das lange Bestehenbleiben der parallelen Elemente zu erklären ist, ist die geringe Streuung in späteren Abkaustadien in ZMH 3572 *Cuniculus paca* oder *Castor*. In diesen Fällen zeigen nur die letzten Schnittebenen eine zunehmende Streuung, während sie bei den anderen untersuchten Arten deutlich früher auftritt. Auch verschwinden in den übrigen Arten Inseln schon in mehr oder weniger frühen Abkaustadien, zeitgleich zeigen die umliegenden Inseln häufig eine Vergrößerung und eventuell eine leichte Lageänderung, so dass sich dadurch auch die Winkelverteilung etwas ändert.

Parallel zueinander angeordnete Schneidkanten sind vor allem für faserige Nahrung nötig (Schmidt-Kittler 2002). *Castor* besitzt einen besonders hohen Anteil an faseriger Nahrung (Jenkins & Busher 1979, Nowak 1991), ebenso *Myocastor* (Woods et al. 1992, Townsend & Croft 2008). Zumindest das Exemplar STIPB M 6257 *Myocastor coypus* zeigt einen recht engen Wertebereich der Schmelzbandwinkelverteilung, bei STIPB M 1122 *Myocastor coypus* ist dieser allerdings breiter. Die Schmelzbandwinkel von *Mylagaulus elassos* sind ebenfalls in einem engen Wertebereich verteilt, dies würde zu der vermuteten Nahrung – Gras – passen (Fagan 1960, Webb 1966). *Cuniculus paca* zeigt zwar ebenfalls einen engen Wertebereich und damit parallel angeordnete Schneidkanten, allerdings ernährt es sich überwiegend von Früchten und Blättern (Pérez 1992, Dubost & Henry 2006), so dass hier die Schmelzbandwinkelverteilung keinen Rückschluss auf die Nahrungsweise gibt.

Das Aufspalten von Schmelzfalten oder -inseln scheint dagegen keinen Einfluss auf die Winkelverteilung zu haben. Der Watson's  $U^2$  Test auf Ähnlichkeiten aufeinanderfolgender Schnittebenen ergibt für die meisten Schnittebenen der hier untersuchten Arten keine signifikanten Unterschiede zu der darauffolgenden Schnittebene, auch nicht, wenn in diesen Schnittebenen Elemente aufspalten. Meist liegen signifikante Unterschiede in den letzten zwei oder drei Schnittebenen vor, in denen ein Großteil der Schmelzinseln schon reduziert ist oder sogar fast nur noch das äußere Schmelzband vorhanden ist.

In einigen Exemplaren ist in der ersten Schnittebene einer Zahnposition eine größere Streuung der Schmelzbandwinkel zu erkennen als in den übrigen Schnittebenen, so etwa im M3 von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*, im P4 von ZMH 7515 *Hystrix indica*, oder im M3/m3 von STIPB M 1137 *Hystrix cristata*. In all diesen Fällen handelt es sich um im unangekauften Zustand vorliegende Zahnpositionen, so dass die erste Schnittebene ein sehr frühes Abkaustadium repräsentiert, in dem die Schmelzfalten und -inseln noch nicht



die spätere Ausprägung aufweisen. Erst mit fortschreitender Abkautung steigert sich die Ausrichtung der Schmelzbänder und damit die Funktionalität. Dieses kann auch im Verlauf der funktionellen Strukturdichte bei unangekauften Zahnpositionen beobachtet werden.

In einigen Arten ist neben dem Hauptwinkelbereich noch ein zweiter, deutlich kleinerer Peak zu finden, der um etwa 90° versetzt zu dem ersten Wertebereich zu liegen scheint. Dies ist etwa in ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* oder ZMH 7515 *Hystrix indica* zu finden. Bei beiden handelt es sich um Arten, in denen ein Teil der Schmelzfalten und -inseln eine andere Orientierung aufweisen (z.B. die in beiden Gattungen nach mesial konvex gebogene Fossette 3). Diese Elemente könnten für den zweiten Wertebereich verantwortlich sein. Herrmann (2002) konnte in ihrer Arbeit über Arvicolinae bei einigen Taxa ebenfalls einen zweiten Wertebereich der Schmelzbandwinkelverteilung feststellen. Dieser scheint in ihrem Fall mit dem Gehalt an Gras in der Nahrung zusammenzuhängen, da er nur bei Taxa mit wenig bis gar keinem Grasanteil auftauchte. Bei Grasfressern dagegen scheinen die Schmelzbandwinkel hauptsächlich in eine Richtung ausgerichtet zu sein (Herrmann 2002). Zum Teil scheint dies auf die in dieser Arbeit untersuchten Arten übertragbar zu sein, sowohl *Dasyprocta* als auch *Hystrix* sind keine Grasfresser. Der Grasfresser *Mylagaulus* dagegen besitzt keinen zweiten Wertebereich. *Cuniculus* allerdings als hauptsächlichlicher Fruchtfresser zeigt ebenfalls keinen zweiten Wertebereich.

Mit zunehmender Abkautung kann sich der Wertebereich und somit die Stellung der Schmelzbänder etwas verschieben. Diese Verschiebung betrifft sowohl die Ober- als auch die Unterkieferbackenbezahnung. So ist z.B. bei dem Rückgang des Mittelwerts des Oberkiefers ein Anstieg des Mittelwerts des Unterkiefers zu erkennen. Auf diese Weise verändert sich der Winkel der Schneidkanten zwischen Ober- und Unterkiefer nicht so stark wie wenn sich nur in der Ober- bzw. Unterkieferbackenbezahnung der Wertebereich ändern würde. Möglicherweise ändert sich auch die Orientierung des Zahns während der Eruption oder der Winkel, in dem Ober- und Unterkiefer aufeinandertreffen. Da aber nur die Striationen von der real vorliegenden Okklusalfäche genommen werden konnten, kann nicht gesagt werden, ob sich die Striationen in späteren Abkaustadien ändern.

Die Winkelverteilung und der daraus ergebende Mittelwert unterscheiden sich in den verschiedenen Zahnpositionen etwas voneinander. Dies kann dadurch erklärt werden, dass die Striationen der Zahnpositionen leicht unterschiedlich waren und daher die Schnittebenen etwas unterschiedlich eingeregelt wurden. Striationen können in ihrer

Orientierung sowohl auf einem einzelnen Zahn wie auch in den unterschiedlichen Zahnpositionen einer Zahnreihe variieren (Wilkins & Cunningham 1993, Charles et al. 2007, Hautier et al. 2010). Durch die plane Okklusalfäche ist der Kaupfad nicht exakt vorgegeben, sondern kann sich bei jeder Kaubewegung etwas unterscheiden. Bei Bezahnungen mit Relief, das normalerweise die Führung während des Kauvorgangs übernimmt, ist durch starke Abnutzung und damit den Verlust des Reliefs eine größere Beweglichkeit des Kiefers und damit eine weniger präzise Kaubewegung gegeben (Koenigswald et al. 2013). Des Weiteren weist die Zahnreihe häufig eine leichte Krümmung auf, die zu leicht abweichenden Striationen führt (Hautier et al. 2010). Möglich wäre auch eine Rotation des Unterkiefers bei der Kaubewegung, so dass die unterschiedlichen Zahnpositionen in leicht unterschiedlichem Winkel getroffen werden. Um dies zu klären, müsste eine genaue Kartierung der Striationen auf den Okklusalfächen erfolgen.

Die Werte für  $r$  liegen bei den meisten hier untersuchten Arten in einem Bereich von 0,7 bis 0,8 in den ersten Abkaustadien, zeigen also eine gute Orientierung aller Winkel um den Mittelwert. Mit Werten bis zu 0,86 zeigen ZMH 3572 *Cuniculus paca* sowie STIPB M 3346 *Castor canadensis* die höchsten Werte, was wieder mit der nahezu parallelen Ausrichtung aller Elemente über die gesamte Abkautung zusammenhängt. Dies ist auch bei den beiden Exemplaren von *Myocastor coypus* oder bei *Mylagaulus elassos* zu erkennen, die ebenfalls Werte bis zu 0,87 aufweisen. Die beiden untersuchten Arten von *Hystrix* und *Dasyprocta* zeigen vergleichsweise niedrige Werte in einem Bereich von etwa 0,7-0,8, die wiederum mit dem leicht schrägen Verlauf einiger Elemente zu erklären sind. Damit bestätigen die Werte für  $r$  den Eindruck, der sich bei der Betrachtung der Richtungsrosen ergibt. Wie auch schon in den Richtungsrosen zu erkennen nimmt die Streuung mit zunehmender Abkautung zu, für die Werte von  $r$  ist also ein Rückgang zu erkennen. Dieser ist allerdings in der Regel nicht hoch und die Werte bleiben auch in den letzten Abkaustadien über 0,5. Somit ist selbst in den letzten Abkaustadien, in denen nur noch wenige Schmelzinseln vorhanden sind, noch ein gewisses Maß an Funktionalität gegeben. Ein Vergleich von Ober- und Unterkiefer zeigt sehr ähnliche Werte für  $r$  in den antagonistischen Zahnpositionen. Insgesamt bleiben die Werte über alle vier Zahnpositionen sowohl im Ober- als auch im Unterkiefer annähernd konstant. Obwohl sich der Mittelwert in den vier Zahnpositionen ändert, bleibt die Anzahl der Winkel, die um diesen Mittelwert verteilt sind, annähernd gleich. Die Schmelzbänder zeigen damit also in allen vier Zahnpositionen eine gleichbleibende Verteilung um einen bestimmten Mittelwert und damit ein gleichbleibendes Maß an Funktionalität.

## 8 Schlussfolgerung

Die Morphologie der Backenbezahnung der hier untersuchten sieben rezenten und zwei fossilen Gattungen aus allen drei Großgruppen der Rodentia zeigt Anpassungen an eine herbivore Lebensweise und eine Steigerung der Funktionalität, wie etwa die Zunahme der Schneidkantenlänge durch Schmelzfalten und -inseln (Koenigswald 1982) oder eine größere Kronenhöhe im Vergleich zu brachyodonten Arten (Janis & Fortelius 1988). Die Kronenhöhe spielt für den Kauvorgang direkt keine Rolle, allerdings ist über eine Vergrößerung der Kronenhöhe mehr Zahnschmelzsubstanz vorhanden und Abrasion kann so kompensiert werden (Janis & Fortelius 1988). Bezahnungen mit Schmelzinseln können aufgrund der Art der Schmelzbildung nur sehr schwierig euhipodont werden (Koenigswald 1982). Auch alle hier untersuchten Arten bilden Wurzeln aus; bei den meisten ist der Schmelzanteil bei Eruption und beginnender Abnutzung vollständig mineralisiert. Allerdings kann bei langem Bestehenbleiben der Schmelzfalten und Verzögerung der Inselbildung der Schmelz auch nach Eruption weiter mineralisiert werden und so die Kronenhöhe vergrößert werden, wie z.B. bei *Castor*. Ansätze dazu zeigt auch die hier untersuchte fossile Gattung *Steneofiber*, bei der eine Schmelzfalte im apikalen Bereich noch nicht vollständig mineralisiert ist, obwohl der Zahn bereits erste Abnutzungsspuren zeigt. Somit zeigen die fossilen Castoridae bereits eine Merkmalsausprägung, die es den rezenten Taxa ermöglicht, eine extreme Hypsodontie zu entwickeln und bei weiterer Verlängerung der Schmelzfalten möglicherweise in zukünftigen Taxa zu einer euhipodonten Bezahnung führen könnte, ähnlich wie es bei Arvicolinae der Fall war (Koenigswald 1982).

Die Morphologie der Okklusalfäche der hier untersuchten Arten kann sich aufgrund des Musters aus Schmelzfalten und -inseln sehr schnell mit zunehmender Abkautung ändern. In welchem Maße sich dabei die Funktionalität verändert, kann über die funktionelle Strukturdichte nach Schmidt-Kittler (1984) oder die Winkel der Schneidkanten zur Kauichtung und zu den Schneidkanten des Antagonisten ermittelt werden. Wie bei vielen anderen herbivoren Arten typisch müssen auch bei den hier untersuchten Taxa mit beginnender Abkautung zunächst die Schneidkanten freigelegt werden (Rensberger 1973, Janis & Fortelius 1988, Koenigswald et al. 1994); in den vorliegenden un- bis wenig angekauften Zahnpositionen ist in den ersten Schnittebenen oft eine Zunahme der funktionellen Strukturdichte sowie der Konzentration der Winkelverteilung der Schneidkanten und damit der Funktionalität zu finden. Um eine optimale Kauleistung

über die Lebensspanne des Tieres zu erhalten, sollte eine hohe Funktionalität über die gesamte Kronenhöhe erhalten bleiben. Dieses drückt sich in gleichbleibenden Werten der funktionellen Strukturdichte und der Winkelverteilung der Schneidkanten aus. Bei einigen der hier untersuchten Arten bleibt die Funktionalität mit zunehmender Abkautung annähernd gleich oder nimmt kontinuierlich ab. Dabei besteht kein Zusammenhang zwischen der funktionellen Strukturdichte und der Winkelverteilung der Schneidkanten. Aufgrund ihrer Morphologie zeigen weniger hypsodonte Arten deutlich größere Änderungen in der funktionellen Strukturdichte als stark hypsodonte bis euhypsodonte Arten (Schmidt-Kittler 1984). Dieser Trend ist auch bei den hier untersuchten Taxa zu finden; ein Rückgang der funktionellen Strukturdichte ist vor allem bei den weniger hypsodonten Taxa zu finden, während mit Ausnahme von *Dasyprocta* sp. und *Hystrix* sp. die stärker hochkronigen Taxa gleichbleibende Werte aufweisen. Dies hängt mit dem Vorhandensein der Schmelzelemente auf der Okklusalfäche zusammen; die Reduktion von Elementen führt zum Rückgang der funktionellen Strukturdichte. Eine Verlängerung der Schmelzfalten und -inseln über die gesamte Kronenhöhe, wie es etwa bei *Castor* sp. der Fall ist, führt zu einer gleichbleibenden Morphologie der Okklusalfäche und zu annähernd konstanten Werten der funktionellen Strukturdichte. Eine Zunahme der Schneidkanten auf der Okklusalfäche (und damit höhere Werte für die funktionelle Strukturdichte) durch z.B. Schmelzfalten und -inseln ermöglicht es während des Kautvorgangs die Nahrung in weniger Kautschlägen in kleinere Stücke zu zerkleinern (Rensberger 1973). Eine zu hohe funktionelle Strukturdichte würde allerdings bedeuten, dass die Schneidkanten zu eng beieinander liegen und der Kaudruck so stark abnimmt, dass keine effektive Zerkleinerung der Nahrung mehr stattfinden kann (Schmidt-Kittler 1984). Daher zeigen viele der hier untersuchten Taxa ähnliche Werte für die funktionelle Strukturdichte, obwohl im Grad der Hypsodontie und der Morphologie der Okklusalfäche leichte Unterschiede zu finden sind. Mit zunehmender Hypsodontie nimmt in vielen Nagetiergruppen die funktionelle Strukturdichte ab (z.B. Aplodontidae, Ctenodactylidae und Heteromyidae, oder den rein fossilen Theridomyidae und Eomyidae (Schmidt-Kittler 2002)); der Abrieb der Bezahnung durch die geringere Anzahl der Schneidkanten in euhypsodonter Bezahnung wird durch das ständige Wachstum ausgeglichen (Schmidt-Kittler 2002).

Eine sich mit zunehmender Abkautung nur wenig ändernde Morphologie der Okklusalfäche hat auch den Vorteil, dass die Verteilung der Schmelzbandwinkel sich ebenfalls kaum ändert. Dabei ist die Winkelverteilung in den hier untersuchten Taxa unabhängig von der Reduktion von Elementen. Eine höhere Funktionalität lässt sich bei

parallel zueinander verlaufenden, im gleichen Abstand befindlichen Schneidkanten erreichen (Schmidt-Kittler 2002). Diese Anordnung der Schneidkanten lässt sich bei einigen der hier untersuchten Taxa finden, wie etwa bei *Cuniculus paca* oder *Castor* sp. Die Schneidkanten von *Cuniculus paca*, *Myocastor coypus*, *Castor* sp. und *Mylagaulus elassos* zeigen eine engere Verteilung um einen bestimmten Wertebereich herum und sind annähernd im rechten Winkel zur Kauichtung herum orientiert (mit Abweichungen je nach Art von bis zu 20°). Die für den Kautvorgang ungünstigen Werte von 90° sind nur in geringem Ausmaß vertreten. Bei *Dasyprocta* sp., *Erethizon dorsatum*, *Thryonomys swinderianus* und *Hystrix* sp. sind die Schneidkanten in größerem Abstand zu 90° orientiert, gleichzeitig zeigt die Verteilung eine etwas größere Streuung. Bei diesen Arten verlaufen die Schneidkanten nur zum Teil parallel zueinander und zeigen oft einen gebogenen Verlauf. Auch lässt sich häufig ein zweiter, kleinerer Wertebereich der Winkelverteilung finden. Dies würde für eine geringere Kauleistung sprechen; allerdings ermöglichen konkav in die Bewegungsrichtung gebogene Elemente einen besseren Nahrungstransport während des Kautvorgangs (Rensberger 1973, Schmidt-Kittler 1984). Da wegen der Biegung der Schneidkanten die Nahrung nicht so gut seitlich ausweichen kann, sind größere Winkel zwischen den Schneidkanten der Antagonisten möglich als bei parallel zueinander angeordneten Schneidkanten (Schmidt-Kittler 1984). Dies lässt sich auch bei den hier untersuchten Arten finden. Die Stellung der Schneidkanten allein gibt dadurch nur bedingt einen Hinweis auf die Effizienz, da auch andere Parameter als die Nahrungszerkleinerung wichtig sind, wie etwa der Nahrungstransport während des Kautvorgangs (Rensberger 1973).

Ein wichtiger Aspekt bei der Betrachtung der Funktionalität der Bezahnung ist die Art der aufgenommenen Nahrung. Stark abrasive Nahrung wie etwa Gras benötigt höhere Werte für die funktionelle Strukturdichte sowie geradlinig verlaufende, parallel zueinander liegende Schneidkanten; für weniger abrasive, „weichere“ Nahrung wie Blätter oder Früchte sind geringere Werte für die funktionelle Strukturdichte und gebogene Schneidkanten ausreichend (Herrmann 2002). Diese Tendenz ist auch bei den hier untersuchten Taxa zu erkennen, mit Ausnahme von *Cuniculus paca*, dessen Werte eher an einen Grasfresser als an eine frugivore Ernährung denken lassen. Allerdings muss die Bezahnung nicht optimal an eine Ernährungsweise angepasst sein, solange sie einen gewissen Grad an Funktionalität erfüllt (Schmidt-Kittler 1984, Gailer et al. 2016).

Bei den hier untersuchten Taxa, die mit zunehmender Abkautung annähernd gleichbleibende Werte für die funktionelle Strukturdichte und/oder die Winkelverteilung der Schneidkanten zeigen (z.B. *Cuniculus paca*, *Myocastor coypus*, *Castor* sp., *Mylagaulus elassos*), ist über die Lebensspanne des Tieres eine hohe Funktionalität der Bezahnung gegeben. Bei z.B. *Dasyprocta* sp., *Erethizon dorsatum*, *Thryonomys swinderianus* und *Hystrix* sp. nehmen die Werte für die funktionelle Strukturdichte und/oder die Winkelverteilung der Schneidkanten und damit die Funktionalität kontinuierlich ab. Allerdings ist dabei kein Zusammenhang zwischen funktioneller Strukturdichte und der Winkelverteilung der Schneidkanten gegeben. Arten, die eine kontinuierliche Abnahme der funktionellen Strukturdichte zeigen, können trotzdem eine hohe Verteilung der Schmelzbandwinkel über den Großteil der Zahnhöhe aufweisen. Dies ist etwa bei der Oberkieferbackenbezahnung beider Arten von *Dasyprocta* sowie *Hystrix* zu finden. Der stärkste Rückgang der Werte für die funktionelle Strukturdichte sowie die Verteilung der Schneidkantenwinkel ist in der Regel erst in den letzten Schnittebenen zu erkennen, die mit einem relativ hohen Lebensalter korrelierbar sind. Da die verschiedenen Zahnpositionen nacheinander eruptieren, kann zum Teil der Rückgang der Funktionalität des M1/m1 und M2/m2 durch den M3/m3 sowie den P4/p4 ausgeglichen werden. Um die Funktionalität zu erhöhen, ist der P4/p4 in einigen der hier untersuchten Arten, wie etwa bei *Cuniculus paca*, *Dasyprocta leporina* oder *Hystrix indica* etwas größer ausgebildet als die übrigen Zahnpositionen (größere Okklusalfäche und/oder Kronenhöhe (Janis & Fortelius 1988)), der M3 von *Cuniculus paca* zeigt eine zusätzliche Einfaltung (Verlängerung der Schneidkanten (Koenigswald 1982)). Die Aufspaltung von Schmelzfalten oder -inseln, obwohl sie häufig in den hier untersuchten Taxa auftreten, hat keinen Einfluss auf die funktionelle Strukturdichte oder die Verteilung der Schmelzbandwinkel und damit keinen funktionellen Vorteil. Aufspaltungen scheinen allerdings auch nicht mit einem funktionellen Nachteil verbunden zu sein. Auch ein Platzangebot nach dem Verschwinden von benachbarten Elementen als Erklärung für die Aufspaltungen kann ausgeschlossen werden. Regelmäßigkeiten bei den Aufspaltungen in unterschiedlichen Zahnpositionen oder verschiedenen Arten einer Gattung deuten in gewissem Maße auf ein phylogenetisches Signal zumindest innerhalb der Hystricognathi hin. Allerdings ist auch ein hoher Grad an Variabilität zu finden, zum Teil sogar zwischen der Bezahnung der rechten und linken Kieferhälfte, die auf weitere Ursachen für die Aufspaltungen hindeutet.

## **9 Erklärung**

Ich versichere hiermit an Eides statt, dass ich die vorliegende Promotion selbstständig verfasst und keine weiteren als die angegebenen Hilfsmittel benutzt sowie die Stellen der Arbeit, die in anderen Werken dem Wortlaut oder dem Sinn nach entnommen sind, durch Angaben der Quellen sichtbar gemacht habe.

.....

Datum/Unterschrift

## 10 Danksagung

Eine Arbeit wie diese wäre nicht ohne die Hilfe einer Vielzahl von Menschen möglich. Mein Dank gilt zunächst Irina Ruf und Wighart von Koenigswald. Wo andere einen Doktorvater haben, hatte ich das Glück, gleich zwei großartige Doktoreltern mein Eigen nennen zu dürfen. Danke für die fruchtbaren Diskussionen und das stets offene Ohr. Mein Dank gilt weiterhin Thomas Martin für die Möglichkeit, diese Arbeit in seiner Arbeitsgruppe zu schreiben.

Bei folgenden Personen und Institutionen möchte ich mich gerne für die Bereitstellung des in dieser Arbeit untersuchten Materials bedanken: Thomas Kaiser (Centrum für Naturkunde, Universität Hamburg) und Daniela Winkler (vormals Centrum für Naturkunde, Universität Hamburg, jetzt Johannes Gutenberg Universität Mainz), Thomas Mörs und Daniela Kalthoff (Naturhistoriska Riksmuseet Stockholm), Walter und Christian Keller (Ginsheim), sowie der University of Florida.

Mein Dank geht auch an die Mitarbeiter des Steinmann-Instituts für Geologie, Mineralogie und Paläontologie der Universität Bonn, die einzelne Exemplare für mich gescannt oder mir bei Scans geholfen haben. Dazu zählen Benjamin Peters, Adrian Tröscher, Marcus Scheske (alle drei vormals Universität Bonn) und Julia Schultz. Georg Oleschinski möchte ich für seine wie immer herausragenden Fotografien des Materials danken.

Manchmal besteht nicht die Möglichkeit, selbst Material zu sichten, daher möchte ich Janka Brinkkötter danken, die neben ihrer eigenen Arbeit etwas Zeit fand, auch noch für mich das Material von *Steneofiber depereti* zu sichten und eine Vorauswahl zu treffen. Danke auch für die Kontaktvermittlung an die Privatsammler des Materials von *Steneofiber eseri*.

Ein großes Glück war es, diese Arbeit im Rahmen der DFG Forschergruppe 771 abschließen zu dürfen. So standen immer genug Mitstreiter für fachliche Diskussionen zur Verfügung. Mein Dank geht an alle Mitglieder der Forschergruppe; es war großartig, ein Teil des „Mümmelclubs“ sein zu dürfen. Mein Dank gilt der DFG ebenfalls für die Finanzierung dieser Arbeit.

Speziell möchte ich meiner Projektpartnerin Daniela Winkler für die vielen Treffen und die sich daraus ergebenden regen Diskussionen und den Gedankenaustausch danken. Ebenfalls immer für Diskussionen offen waren meine Büronachbarinnen Janka Brinkkötter, Romina Hielscher und Leonie Schwermann. Danke für die vielen guten



## Danksagung

---

Gespräche und Anregungen, auch wenn nicht alle davon immer themenbezogen waren. Wer hätte gedacht, was aus einem schrumpeligen Flughund nicht so alles werden kann. Kalank.

Auch Danke an Thomas Engler, der ebenfalls immer ein offenes Ohr für Diskussionen hatte.

Danken möchte ich auch allen anderen Mitgliedern der Arbeitsgruppe Säugetierpaläontologie der Universität Bonn, die auf die ein oder andere Weise zu dieser Arbeit beigetragen haben.

Des Weiteren gilt mein Dank Janine Könen, Marlene Nowak, Manuela Rüßmann und Hannah Vossel. Sie gehören zwar nicht der Arbeitsgruppe an, standen aber ebenfalls immer für Gespräche und Diskussionen, sei es fachlicher oder privater Natur, zur Verfügung.

Ein großes Dankeschön an Manuela Aiglstorfer (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart), die Teile dieser Arbeit freiwillig korrektur gelesen hat, obwohl sie eigentlich keine Nagetiere mag.

Sven Balmer, Ursula Lauxmann und Christine Stier schulde ich meinen Dank dafür, dass ich sie „dissen“ durfte, um meine Dissertation fertig stellen zu können.

Zu guter Letzt möchte ich mich bei meiner Familie für die Unterstützung bedanken, die sie mir hat zukommen lassen.

Sollte ich bei dieser Aufzählung jemanden vergessen haben, so ist dies keine Absicht und wird hoffentlich verziehen.

## 11 Literaturverzeichnis

- Adkins, R. M., Walton, A. H. & Honeycutt, R. L. (2003): Higher-level systematics of rodents and divergence time estimates based on two congruent nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26 (3): 409–420.
- Anders, U., Koenigswald, W. v., Ruf, I. & Smith, B. H. (2011): Generalized individual dental age stages for fossil and extant placental mammals. *Paläontologische Zeitschrift* 85 (3): 321–339.
- Antoine, P.-O., Marivaux, L., Croft, D. A., Billet, G., Ganerod, M., Jaramillo, C., Martin, T., Orliac, M. J., Tejada, J., Altamirano, A. J., Duranthon, F., Fanjat, G., Rousse, S. & Gismondi, R. S. (2012): Middle Eocene rodents from Peruvian Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279 (1732): 1319–1326.
- Barthelmess, E. L. (2006): *Hystrix africaeaustralis*. *Mammalian species* 788: 1–7.
- Baskin, J. A. (1980): Evolutionary reversal in *Mylagaulus* (Mammalia, Rodentia) from the Late Miocene of Florida. *The American Midland Naturalist* 104 (1): 155–162.
- Black, C. C. & Wood, A. E. (1956): Variation and tooth-replacement in a Miocene mylagaulid rodent. *Journal of Paleontology* 30 (3): 672–684.
- Blanga-Kanfi, S., Miranda, H., Penn, O., Pupko, T., DeBry, R. W. & Huchon, D. (2009): Rodent phylogeny revised: analysis of six nuclear genes from all major rodent clades. *BMC Evolutionary Biology* 9 (1): 71.
- Bosma, A. A. (1968): Influence of attrition on dental pattern of Pleistocene *Acanthion brachyurus* (Hystricidae, Rodentia, Mammalia) from Java. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Series B - Physical Sciences* 71 (4): 336–341.
- Brandt, J. F. (1855): Beiträge zur näheren Kenntniss der Säugethiere Russlands. St. Petersburg, Buchdruckerei der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften.
- Brant, W. E. (2015): Part II - The abdomen and pelvis. In: *Fundamentals of body CT*. Webb, W. R., Brant, W. E. & Major, N. M. Philadelphia. Elsevier/Saunders: 151–342.
- Brinkkötter, J. J. & Martin, T. (2015): Small mammals and stratigraphic position of the “Großberg-Bank” (lower Oberrad Formation, MN1, early Miocene) at Laubenheim Quarry in the Mainz Basin, SW Germany, and their implications for early Miocene biostratigraphy. *Paläontologische Zeitschrift* 89 (4): 995–1022.
- Brisson, M.-J. (1762): *Le regnum animale*. Paris, T. Haak.

- Calede, J. J. M. & Hopkins, S. S. B. (2012a): New material of *Alphagaulus pristinus* (Mammalia, Rodentia, Mylagaulidae) from the Deep River Formation (Montana, U.S.A.): implications for ecology, ontogeny, and phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32 (1): 151–165.
- Calede, J. J. M. & Hopkins, S. S. B. (2012b): Intraspecific versus interspecific variation in Miocene Great Basin mylagaulids: implications for systematics and evolutionary history. *Zoological Journal of the Linnean Society* 164 (2): 427–450.
- Carvalho, G. A. S. & Salles, L. O. (2004): Relationships among extant and fossil echimyids (Rodentia: Hystricognathi). *Zoological Journal of the Linnean Society* 142 (4): 445–477.
- Charles, C., Jaeger, J.-J., Michaux, J. & Viriot, L. (2007): Dental microwear in relation to changes in the direction of mastication during the evolution of Myodonta (Rodentia, Mammalia). *Naturwissenschaften* 94 (1): 71–75.
- Cope, E. D. (1881a): The Rodentia of the American Miocene. *The American Naturalist* 15: 586–587.
- Cope, E. D. (1881b): Review of the Rodentia of the Miocene period of North America. *Bulletin of the United States Geological and Geographic Survey of the Territories* 6 (2): 361–386.
- Curtis, J. D. & Kozicky, E. L. (1944): Observations of the eastern porcupine. *Journal of Mammalogy* 25 (2): 137–146.
- Cuvier, F. G. (1822 [1823]): Examen des espèces du genre porc-épic, et formation des genres ou sous-genres Acanthion, Eréthizon, Sinéthère et Sphiggure. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris* 9: 413–484.
- Cuvier, F. G. (1829): Zoologie. Mammalogie. In *Dictionnaire des sciences naturelles, dans lequel on traite méthodiquement des différens êtres de la nature, considérés soit en eux-mêmes, d'après l'état actuel de nos connoissances, soit relativement à l'utilité qu'en peuvent retirer la médecine, l'agriculture, le commerce et les arts*. Paris, F. G. Levrault.
- Dubost, G. & Henry, O. (2006): Comparison of diets of the acouchy, agouti and paca, the three largest terrestrial rodents of French Guianan forests. *Journal of Tropical Ecology* 22 (6): 641–651.
- Ewer, R. F. (1969): Form and function in the grass cutter, *Thryonomys swinderianus* Temm. (Rodentia, Thryonomyidae). *Ghana Journal of Science* 9 (2): 131–140.
- Fagan, S. R. (1960): Osteology of *Mylagaulus laevis*, a fossorial rodent from the upper Miocene of Colorado. *Vertebrata* 9: 1–32.
- Fisher, N. I. (1993): Statistical analysis of circular data. Cambridge, Cambridge University Press.

- Fitzinger, L. J. (1867): Versuch einer natürlichen Anordnung der Nagethiere (Rodentia). Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse 56: 57–168.
- Fortelius, M. (1985): Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica* 180: 1–76.
- Gailer, J. P., Calandra, I., Schulz-Kornas, E. & Kaiser, T. M. (2016): Morphology is not destiny: discrepancy between form, function and dietary adaptation in bovid cheek teeth. *Journal of Mammalian Evolution* 23 (4): 369–383.
- Galewski, T., Mauffrey, J.-F., Leite, Y. L., Patton, J. L. & Douzery, E. J. P. (2005): Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34 (3): 601–615.
- Geoffroy Saint-Hilaire, É. (1833): Considérations sur des ossements fossiles la plupart inconnus, trouvés et observés dans les bassins de l'Auvergne. *Revue Encyclopédique* 59: 76–95.
- Grabe, M. (2011): *Grundriss der Generalisierten Gauß'schen Fehlerrechnung*. Heidelberg, Springer.
- Günther, A. (1876): Report on some of the additions to the collection of Mammalia in the British Museum. *Proceedings of the Zoological Society of London* 44 (1): 735–751.
- Hafeez, S., Khan, G. S., Ashfaq, M. & Khan, Z. H. (2011): Food habits of the Indian crested porcupine (*Hystrix indica*) in Faisalabad, Pakistan. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences* 48 (3): 205–210.
- Hagmann, G. (1907): Über das Gebiß von *Coelogenys* und *Dasyprocta* in seinen verschiedenen Stadien der Abkautung. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie* 10 (3): 464–480.
- Hautier, L., Clavel, J., Lazzari, V., Rodrigues, H. G. & Vianey-Liaud, M. (2010): Biomechanical changes and remodeling of the masticatory apparatus during mammalian evolution: the case of the Issiodoromyinae (Rodentia). *PALAIOS* 25 (1): 6–13.
- Henry, O. (1999): Frugivory and the importance of seeds in the diet of the orange-rumped agouti (*Dasyprocta leporina*) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15 (3): 291–300.
- Herrmann, N. (2002): Food-specialization and structural parameters of dental patterns of Arvicolinae (Rodentia, Mammalia). *Senckenbergiana lethaea* 82 (1): 153–165.
- Hillson, S. (2005): *Teeth*. 2nd ed. Cambridge, Cambridge University Press.

- Honeycutt, R. L., Rowe, D. L. & Gallardo, M. H. (2003): Molecular systematics of the South American caviomorph rodents: relationships among species and genera in the family Octodontidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26 (3): 476–489.
- Hopkins, S. S. B. (2008): Phylogeny and evolutionary history of the Aplodontioidea (Mammalia: Rodentia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 153 (4): 769–838.
- Hoppe, K. A., Stover, S. M., Pascoe, J. R. & Amundson, R. (2004): Tooth enamel biomineralization in extant horses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 206 (3-4): 355–365.
- Huchon, D. & Douzery, E. J. P. (2001): From the Old World to the New World: a molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of hystricognath rodents. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 20 (2): 238–251.
- Huchon, D., Catzeflis, F. M. & Douzery, E. J. P. (2000): Variance of molecular datings, evolution of rodents and the phylogenetic affinities between Ctenodactylidae and Hystricognathi. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267 (1441): 393–402.
- Huchon, D., Chevret, P., Jordan, U., Kilpatrick, C. W., Ranwez, V., Jenkins, P. D., Brosius, J. & Schmitz, J. (2007): Multiple molecular evidences for a living mammalian fossil. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (18): 7495–7499.
- Huchon, D., Madsen, O., Sibbald, M. J. J. B., Ament, K., Stanhope, M. J., Catzeflis, F. M., Jong, W. W. de & Douzery, E. J. P. (2002): Rodent phylogeny and a timescale for the evolution of Glires: evidence from an extensive taxon sampling using three nuclear genes. *Molecular Biology and Evolution* 19 (7): 1053–1065.
- Hugueney, M. (1999): Family Castoridae. In: *The Miocene land mammals of Europe*. Rössner, G. E. & Heissig, K. München. Verlag Dr. Friedrich Pfeil: 281–300.
- Hünemann, K. A. (1966): Der Bau des Biber-Prämolaren und seine Verwendbarkeit für die Systematik der Castoridae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 125: 227–234.
- Illiger, C. (1811): *Prodromus systematis mammalium et avium*. Berlin, C. Salfied.
- Janis, C. M. & Fortelius, M. (1988): On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. *Biological Reviews* 63 (2): 197–230.
- Jenkins, S. H. (1975): Food selection by beavers. *Oecologia* 21 (2): 157–173.
- Jenkins, S. H. & Busher, P. E. (1979): *Castor canadensis*. *Mammalian species* 120: 1–8.

- Kerber, L., Ribeiro, A. M., Lessa, G. & Cartelle, C. (2014): Late Quaternary fossil record of *Myocastor* Kerr, 1792 (Rodentia, Hystriognathi: Caviomorpha) from Brazil with taxonomical and environmental remarks. *Quaternary International* 352: 147–158.
- Kerr, R. (1792): The animal kingdom, or zoological system, of the celebrated Sir Charles Linnaeus; class I: Mammalia. London, J. Murray & R. Faulder.
- Koenigswald, W. v. (1977): *Mimomys* cf. *reidi* aus der villafranchischen Spaltenfüllung Schambach bei Treuchtlingen. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historischen Geologie* 17: 197–212.
- Koenigswald, W. v. (1980): Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). *Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft* 539: 1–129.
- Koenigswald, W. v. (1982): Zum Verständnis der Morphologie der Wühlmausmolaren (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia). *Zeitschrift für Geologische Wissenschaften* 10 (7): 951–962.
- Koenigswald, W. v. (2011): Diversity of hypsodont teeth in mammalian dentitions – construction and classification. *Palaeontographica A: Palaeozoology - Stratigraphy* 294 (1-3): 63–94.
- Koenigswald, W. v., Goin, F. & Pascual, R. (1999): Hypsodonty and enamel microstructure in the Paleocene gondwanatherian mammal *Sudamerica ameghinoi*. *Acta Palaeontologica Polonica* 44 (3): 263–300.
- Koenigswald, W. v., Anders, U., Engels, S., Schultz, J. A. & Kullmer, O. (2013): Jaw movement in fossil mammals: analysis, description and visualization. *Paläontologische Zeitschrift* 87 (1): 141–159.
- Koenigswald, W. v., Sander, P. M., Leite, M. B., Mörs, T. & Santel, W. (1994): Functional symmetries in the schmelzmuster and morphology of rootless rodent molars. *Zoological Journal of the Linnean Society* 110 (2): 141–179.
- Korth, W. W. (1994): The Tertiary record of rodents in North America. New York, Plenum Press.
- Korth, W. W. (1999): *Hesperogaulus*, a new genus of mylagaulid rodent (Mammalia) from the Miocene (Barstovian to Hemphillian) of the Great Basin. *Journal of Paleontology* 73: 945–951.
- Korth, W. W. (2000): Review of Miocene (Hemingfordian to Clarendonian) mylagaulid rodents (Mammalia) from Nebraska. *Annals of Carnegie Museum* 69 (4): 227–280.
- Korth, W. W. (2001): Comments on the systematics and classification of the beavers (Rodentia, Castoridae). *Journal of Mammalian Evolution* 8 (4): 279–296.
- Kovach Computing Services (2011): Oriana Version 4 Users' Manual.

- Krause, D. W. (2014): Dental morphology of *Vintana sertichi* (Mammalia, Gondwanatheria) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34 (sup1): 137–165.
- Kuhl, H. (1820): Beiträge zur Zoologie und vergleichenden Anatomie. Frankfurt am Main, Verlag der Hermannschen Buchhandlung.
- Larson, J. S. (1967): Age structure and sexual maturity within a western Maryland beaver (*Castor canadensis*) population. *Journal of Mammalogy* 48 (3): 408.
- Lavocat, R. & Parent, J.-P. (1985): Phylogenetic analysis of middle ear features in fossil and living rodents. In: *Evolutionary Relationships among Rodents*. Luckett, W. P. & Hartenberger, J.-L. Boston, MA. Springer US: 333–354.
- Linnaeus, C. (1758): *Systema naturae*. Stockholm, Laurentii Salvii.
- Linnaeus, C. (1766): *Systema naturae*. Stockholm, Laurentii Salvii.
- Lyon, M. W. JR. (1907): Notes on the porcupines of the Malay Peninsula and Archipelago. *Proceedings of United States National Museum* 32: 575–594.
- Mardia, K. V. & Jupp, P. E. (2000): *Directional statistics*. Chichester, John Wiley & Sons, Ltd.
- Martin, T. (1993): Early rodent incisor enamel evolution: phylogenetic implications. *Journal of Mammalian Evolution* 1 (4): 227–254.
- Matthew, W. D. (1901): Fossil mammals of the Tertiary of northeastern Colorado. *Memoires of the American Museum of Natural History* 1 (7): 355–447.
- Mayhew, D. F. (1979): Evolution of a dental character in the beaver *Castor fiber* L. (Mammalia: Rodentia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 65 (3): 177–184.
- McGrew, P. O. (1941): The Aplodontoidea. *Geological Series, Field Museum of Natural History* 9 (1): 1–30.
- Meyer, H. v. (1846): Mitteilungen an Professor Bronn gerichtet. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde*: 462–476.
- Molina, G. I. (1782): *Saggio sulla storia naturale del Chili*. Bologna, Stamperia di S. Tommaso d'Aquino.
- Mones, A. (1982): An equivocal nomenclature: What means hypsodonty? *Paläontologische Zeitschrift* 56 (1/2): 107–111.
- Montgelard, C., Forty, E., Arnal, V. & Matthee, C. A. (2008): Suprafamilial relationships among Rodentia and the phylogenetic effect of removing fast-evolving nucleotides in mitochondrial, exon and intron fragments. *BMC Evolutionary Biology* 8 (1): 321.

- Montoya, P. (1993): The porcupine *Hystrix suevica* Schlosser, 1884 from the Lower Turolian of Crevillente 2 (Spain). *Scripta Geologica* 103: 135–149.
- Mörs, T. & Stefen, C. (2010): The castorid *Steneofiber* from NW Germany and its implications for the taxonomy of Miocene beavers. *Acta Palaeontologica Polonica* 55 (2): 189–198.
- Murie, O. J. (1926): The porcupine in Northern Alaska. *Journal of Mammalogy* 7 (2): 109–113.
- Nedbal, M. A., Allard, M. W. & Honeycutt, R. L. (1994): Molecular systematics of hystricognath rodents: evidence from the mitochondrial 12S rRNA gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 3 (3): 206–220.
- Nedbal, M. A., Honeycutt, R. L. & Schlitter, D. A. (1996): Higher-level systematics of rodents (Mammalia, Rodentia): evidence from the mitochondrial 12S rRNA gene. *Journal of Mammalian Evolution* 3 (3): 201–237.
- Nowak, R. M. (1991): Walker's mammals of the world. 5th ed. Baltimore, Md., Johns Hopkins University Press.
- Oliveira, F. S., Canola, J. C., Oliveira, P. T., Pécora, J. D. & Capelli, A. (2006): Anatomoradiographic description of the teeth of pacas bred in captivity (*Agouti paca*, Linnaeus, 1766). *Anatomia, histologia, embryologia* 35 (5): 316–318.
- Oliveira, F. S., Martins, L. L., Canola, J. C., Oliveira, P. T., Pécora, J. D. & Pauloni, A. P. (2012): Macroscopic description of teeth of Azara's agouti (*Dasyprocta azarae*). *Pesquisa Veterinária Brasileira* 32 (1): 93–95.
- Opara, M. N. (2010): Grasscutter: the haematology and major parasites. *Research Journal of Parasitology* 5 (4): 214–223.
- Patterson, B. & Pascual, R. (1968): New echimyid rodents from the Oligocene of Patagonia, and a synopsis of the family. *Breviora* 301: 1–14.
- Patterson, B. & Wood, A. E. (1982): Rodents from the Deseadan Oligocene of Bolivia and the relationships of the Caviomorpha. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 149 (7): 371–543.
- Pérez, E. M. (1992): *Agouti paca*. *Mammalian species* 404: 1–7.
- Pervez, A., Ahmad, S. M., Lathiya, S. B. & Khadijah, E. (2009): Food habits of the Indian crested porcupine, *Hystrix indica* in Sindh, Pakistan. *Pakistan Journal of Zoology* 41 (4): 319–322.
- Piechocki, R. & Stiefel, A. (1977): Zahndurchbruch und Zahnwechsel beim Elbebiber, *Castor fiber albicus*. *Anatomischer Anzeiger* 142: 374–384.
- Puente León, F. (2015): Messtechnik. Springer Berlin Heidelberg.
- Ramm, B. (1982): Physik und Physikalisches Praktikum. Springer Berlin Heidelberg.



- Rensberger, J. M. (1973): An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. *Journal of Paleontology* 47 (3): 515–528.
- Rowe, D. L. & Honeycutt, R. L. (2002): Phylogenetic relationships, ecological correlates, and molecular evolution within the Caviioidea (Mammalia, Rodentia). *Molecular Biology and Evolution* 19 (3): 263–277.
- Roze, U. (2009): The North American porcupine. 2. ed. Ithaca, N.Y., Comstock Pub. Associates/Cornell University Press.
- Roze, U. & Ilse, L. M. (2003): Porcupine. In: Wild mammals of North America. Feldhamer, G. A., Thompson, B. C. & Chapman, J. A. Baltimore, Md. Johns Hopkins University Press: 371–380.
- Ruf, I., Frahnert, S. & Maier, W. (2009): The chorda tympani and its significance for rodent phylogeny. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde* 74 (2): 100–113.
- Rusconi, C. (1930): Evolución cráneodental de la nutria (*Myocastor coypus bonariensis*) a través de su desarrollo postembrionario. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 110: 5–31.
- Rusconi, C. (1934): Apuntes sobre la evolución ontogenética de los molares del género *Agouti* (Rodentia). *Revista Odontológica* 22: 167–177.
- Sallam, H. M., Seiffert, E. R., Steiper, M. E. & Simons, E. L. (2009): Fossil and molecular evidence constrain scenarios for the early evolutionary and biogeographic history of hystricognathous rodents. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (39): 16722–16727.
- Schmidt-Kittler, N. (1984): Pattern analysis of occlusal surfaces in hypsodont herbivores and its bearing on morpho-functional studies. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 87 (4): 453–480.
- Schmidt-Kittler, N. (2002): Feeding specializations in rodents. *Senckenbergiana lethaea* 82 (1): 141–152.
- Sen, S. (2001): Early Pliocene porcupine (Mammalia, Rodentia) from Perpignan, France: a new systematic study. *Geodiversitas* 23 (2): 303–312.
- Shotwell, J. A. (1955): Review of the Pliocene beaver *Dipoides*. *Journal of Paleontology* 29 (1): 129–144.
- Shotwell, J. A. (1958): Evolution and biogeography of aplodontid and mylagaulid rodents. *Evolution* 12: 451–484.
- Simpson, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85.
- Smythe, N. (1978): The natural history of the Central American Agouti (*Dasyprocta punctata*). *Smithsonian Contributions to Zoology* 257.

- Sone, K., Koyasu, K., Tanaka, S. & Oda, S.-I. (2005): Effects of diet on the incidence of dental pathology in free living caviomorph rodents. *Archives of Oral Biology* 50 (3): 323–331.
- Stefen, C. (1997): *Steneofiber eseri* (Castoridae, Mammalia) von der Westtangente bei Ulm im Vergleich zu anderen Biberpopulationen. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde - Serie B (Geologie und Paläontologie)* 255: 1–73.
- Stefen, C. (2011): A brief overview of the evolution of European Tertiary beavers. *Baltic Forestry* 17 (1): 148–153.
- Stehlin, H. G. & Schaub, S. (1950): Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. *Schweizerische Palaeontologische Abhandlungen* 67.
- Stolzmann, J. (1885): Description d'un nouveau Rongeur du genre *Cœlogenys*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 53 (1): 161–167.
- Sulimski, A. (1960): *Hystrix primigenia* (Wagner) in the Pliocene fauna from Weze. *Acta Palaeontologica Polonica* 5 (3): 319–336.
- Suraprasit, K., Chaimanee, Y., Martin, T. & Jaeger, J.-J. (2011): First castorid (Mammalia, Rodentia) from the Middle Miocene of southeast Asia. *Naturwissenschaften* 98 (4): 315–328.
- Temminck, C. J. (1827): *Monographies de Mammalogie, ou description de quelques genres de mammifères, dont les espèces ont été observées dans les différents musées de l'Europe*. Leiden, C.C. van der Hoek.
- Thenius, E. (1989): *Zähne und Gebiß der Säugetiere*. Berlin, New York, Walter de Gruyter.
- Thomas, O. (1894): Description of new species of reed-rat (*Aulacodus*) from East Africa, with remarks on the milk-dentition of the genus. *The annals and magazine of natural history; zoology, botany, and geology* 6 (13): 202–204.
- Thomas, O. (1903): Notes on neotropical mammals of the genera *Felis*, *Hapale*, *Oryzomys*, *Akodon*, and *Ctenomys*, with descriptions of new species. *Journal of Natural History Series* 7 12 (68): 234–243.
- Townsend, K. E. B. & Croft, D. A. (2008): Enamel microwear in caviomorph rodents. *Journal of Mammalogy* 89 (3): 730–743.
- Tullberg, T. (1899): Über das System der Nagetiere: eine phylogenetische Studie. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Uppsaliensis* 18: 1–514.
- Ungar, P. S. (2010): *Mammal teeth*. Baltimore, Johns Hopkins University Press.
- van Aarde, R. J. (1985): Age determination of Cape porcupines, *Hystrix africaeaustralis*. *South African Journal of Zoology* 20: 232–236.
- van Valen, L. (1960): A functional index of hypsodonty. *Evolution* 14: 531–532.

- van Weers, D. J. (1990): Dimensions and occlusal patterns in molars of *Hystrix brachyura* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Rodentia) in a system of wear categories. *Bijdragen tot de Dierkunde* 60 (2): 121–134.
- van Weers, D. J. (1993a): Teeth morphology and taxonomy of the Miocene rodent *Anchitheriomys suevicus* (Schlosser, 1884), with notes on the family Hystricidae. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 96 (1): 81–89.
- van Weers, D. J. (1993b): On the tooth morphology of the long-tailed porcupine *Trichys fasciculata* (Hystricidae: Rodentia), with notes on the genera *Atherurus* and *Hystrix*. *Raffles Bulletin of Zoology* 41 (2): 251–261.
- van Weers, D. J. (2005): A taxonomic revision of the Pleistocene *Hystrix* (Hystricidae, Rodentia) from Eurasia with notes on the evolution of the family. *Contributions to Zoology* 74 (3/4): 301–312.
- Webb, S. D. (1966): A relict species of the burrowing rodent, *Mylagaulus*, from the Pliocene of Florida. *Journal of Mammalogy* 47 (3): 401–412.
- Webb, S. D. & Hulbert, R. C. JR. (1986): Systematics and evolution of *Pseudhipparion* (Mammalia, Equidae) from the late Neogene of the Gulf Coastal Plain and the Great Plains. *Contributions to Geology Special Paper* 3: 237–272.
- Wilkins, K. T. & Cunningham, L. L. (1993): Relationship of cranial and dental features to direction of mastication in tuco-tucos (Rodentia: *Ctenomys*). *Journal of Mammalogy* 74 (2): 383–390.
- Willner, G. R., Dixon, K. R. & Chapman, J. A. (1983): Age determination and mortality of the nutria (*Myocastor coypus*) in Maryland, U.S.A. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 48: 19–34.
- Winkler, D. E. (2015): Functional and constructional morphology of molars in herbivorous ungulates. Dissertation. Universität Hamburg, Hamburg.
- Wood, A. E. (1955): A revised classification of the rodents. *Journal of Mammalogy* 36 (2): 165–187.
- Wood, A. E. (1962): The juvenile tooth patterns of certain African rodents. *Journal of Mammalogy* 43 (3): 310–322.
- Wood, A. E. & Patterson, B. (1959): The rodents of the Desadan Oligocene of Patagonia and the beginnings of South American rodent evolution. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 120 (3): 279–428.
- Wood, A. E. & Wilson, R. W. (1936): A suggested nomenclature for the cusps of the cheek teeth of rodents. *Journal of Paleontology* 10 (5): 388–391.
- Woods, C. A. (1973): *Erethizon dorsatum*. *Mammalian species* 29: 1–6.
- Woods, C. A. & Howland, E. B. (1979): Adaptive radiation of capromyid rodents: anatomy of the masticatory apparatus. *Journal of Mammalogy* 60 (1): 95–116.

- Woods, C. A. & Kilpatrick, C. W. (2005): Infraorder Hystricognathi. In: Mammal Species of the World. Wilson, D. E. & Reeder, D. M.: 1538–1600.
- Woods, C. A., Contreras, L., Willner-Chapman, G. & Whidden, H. P. (1992): *Myocastor coypus*. Mammalian species 398: 1–8.
- Wu, W.-Y. (1988): The first discovery of Middle Miocene rodents from the northern Junggar Basin, China. *Vertebrata Palasiatica* 26 (4): 250–264.
- Wu, W.-Y., Meng, J., Ye, J. & Ni, X.-J. (2004): *Propalaeocastor* (Rodentia, Mammalia) from the Early Oligocene of Burqin Basin, Xinjiang. *American Museum Novitates* 3461 (1): 1–16.
- Wu, W.-Y., Ni, X.-J., Ye, J., Meng, J. & Bi, S.-D. (2013): Mylagaulids (Mammalia: Rodentia) from the early Middle Miocene of northern Junggar Basin. *Vertebrata Palasiatica* 51 (1): 55–70.

## 12 Glossar

apikal	Richtungsangabe, zu der Zahnwurzel hin (Hillson 2005).
brachyodont	Niedrigkronige, bewurzelte Bezahnung (Mones 1982).
euhyposodont	Nach Mones 1982, hochkronige Bezahnung, die in ihrer Höhe die mesiodistale bzw. buccolinguale Ausdehnung übersteigt (van Valen 1960) aber keine Wurzeln ausbildet und immer weiterwächst. Typisches Beispiel sind die Inzisiven der Rodentia.
Flexid	Schmelzfalte auf der Okklusalfäche der Unterkieferbezahnung, Verwendung zur Benennung der Strukturen, z.B. ‚Mesoflexid‘ (Wood & Patterson 1959).
Flexus	Schmelzfalte auf der Okklusalfäche der Oberkieferbezahnung, Verwendung zur Benennung der Strukturen, z.B. ‚Mesoflexus‘ (Wood & Patterson 1959).
Fossette	Schmelzinsel auf der Okklusalfäche der Oberkieferbezahnung, Verwendung zur Benennung der Strukturen, z.B. ‚Mesofossette‘ (Wood & Patterson 1959).
Fossettid	Schmelzinsel auf der Okklusalfäche der Unterkieferbezahnung, Verwendung zur Benennung der Strukturen, z.B. ‚Mesofossettid‘ (Wood & Patterson 1959).
hyposodont	Hochkronige Bezahnung, die in ihrer Höhe die mesiodistale bzw. buccolinguale Ausdehnung übersteigt (van Valen 1960), dabei allerdings Wurzeln ausbildet (Janis & Fortelius 1988). Dies ist vor allem in der Backenbezahnung einer Vielzahl von Säugetieren zu finden, wie z.B. bei rezenten Equiden und einigen Nagetieren.
Infundibula	Plural, Singular Infundibulum. Bezeichnung der dreidimensionalen Struktur einer Einstülpung des Schmelzes, die als Schmelzfalte

	oder Schmelzinsel auf der Okklusalfäche zu erkennen ist (Hillson 2005).
koronal	Richtungsangabe, zu der Zahnkrone hin (Hillson 2005).
mesodont	Bezahnung, die eine größere Höhe als brachyodonte Bezahnung aufweist, allerdings niedrigkroniger ist als in hypsodonter Bezahnung (Janis & Fortelius 1988).
Schmelzfalten	Seitliche Einfaltungen des äußeren Schmelzbandes, die als Schmelzschleifen auf der Okklusalfäche ausgebildet sind. Auch als Synklinalen bezeichnet oder als ‚Flexus‘ im Ober-, ‚Flexid‘ im Unterkiefer (Koenigswald et al. 1999).
Schmelzinseln	Isolierte Schmelzelemente auf der Okklusalfäche, rund oder oval, oft mit Zement in der Mitte, meist gebildet von Schmelzfalten, die mit zunehmender Abkauung vom äußeren Schmelzband isoliert werden oder als direkte Einstülpungen von der Okklusalfäche (Krause 2014).
Stria	Singular, Plural Striae. In Seitenansicht der oberen Backenbezahnung zu erkennende Einfaltung eines Flexus (Shotwell 1955).
Striid	In Seitenansicht der unteren Backenbezahnung zu erkennende Einfaltung eines Flexids (Shotwell 1955).
Stylid	Kleiner Höcker der Unterkieferbezahnung, der auf einem an der Seite des Zahns oft auf Höhe der Kronenbasis verlaufenden Vorsprungs sitzt (Hillson 2005, Ungar 2010); kann auch am Ende eines Striids auftreten (Wood & Wilson 1936).

## 13 Anhang

Anhang A enthält die technischen Daten der  $\mu$ CT-Scans, die Übersicht über die erstellten Schnittebenen und ihre Position in der Bezahnung sowie die Einordnung der Schnittebenen in die erstellten Abkaustadien und ihre Korrelation zueinander.

Die Teile B-D des Anhangs finden sich auf der beiliegenden CD-ROM.

Anhang B enthält die Messergebnisse für die Schmelzbandlänge sowie die berechnete funktionelle Strukturdichte.

Anhang C enthält die von Oriana 4 berechneten Parameter zu der Winkelverteilung der Schmelzbänder sowie die Ergebnisse der statistischen Auswertung.

Anhang D enthält die Messergebnisse der Schmelzbandwinkelverteilung.

**Tab. A 1:** Technische Daten der  $\mu$ CT-Scans des hier untersuchten rezenten Materials. OK: Oberkiefer; UK: Unterkiefer.

Taxon	Inventarnummer		Voltage [kV]	Current [ $\mu$ A]	Timing [ms]	Voxel-Größe [ $\mu$ m]
<i>Cuniculus paca</i>	ZMH 3572	OK	170	150	500	49,43
		UK	170	160	500	51,35
<i>Dasyprocta azarae</i>	ZMH 6121	OK	160	150	500	33,30
		UK	150	130	500	32,09
<i>Dasyprocta leporina</i>	STIPB M 1129	OK	120	150	333	50,00
		UK	120	150	333	50,00
<i>Myocastor coypus</i>	STIPB M 6257	OK	130	180	500	26,90
		UK	120	160	500	31,23
<i>Myocastor coypus</i>	STIPB M 1122	OK	120	170	500	45,54
		UK	120	170	500	45,54
<i>Erethizon dorsatum</i>	STIPB M 1128	OK	120	100	400	40,72
		UK	110	80	400	58,35
<i>Thryonomys swinderianus</i>	ZMH 4725	OK	110	80	400	32,71
		UK	110	80	400	35,63
<i>Hystrix cristata</i>	STIPB M 1137	OK	180	140	500	51,01
		UK	130	170	500	56,07
<i>Hystrix indica</i>	ZMH 7515	OK	150	140	500	52,03
		UK	200	190	667	62,47
<i>Castor canadensis</i>	STIPB M 3346	OK	150	190	500	36,00
		UK	160	150	500	40,49
<i>Castor fiber</i>	STIPB MaÜ 2	OK	170	160	500	56,33
		UK	180	170	500	59,99

## Anhang

**Tab. A 2:** Technische Daten der  $\mu$ CT-Scans von *Steneofiber eseri*.

Taxon	Inventarnummer STIPB- BRINKKÖTTER-	Voltage [kV]	Current [ $\mu$ A]	Timing [ms]	Voxel-Größe [ $\mu$ m]
<i>Steneofiber eseri</i>	12	120	100	400	14,09
	13	120	100	400	21,35
	14	120	100	400	21,35
	15	120	100	400	14,09
	16	120	100	400	21,35
	17	120	100	400	13,93
	18	120	100	400	15,80
	21	100	80	400	21,01
	22	120	100	400	21,35
	23	120	100	400	14,05
	24	120	100	400	21,35

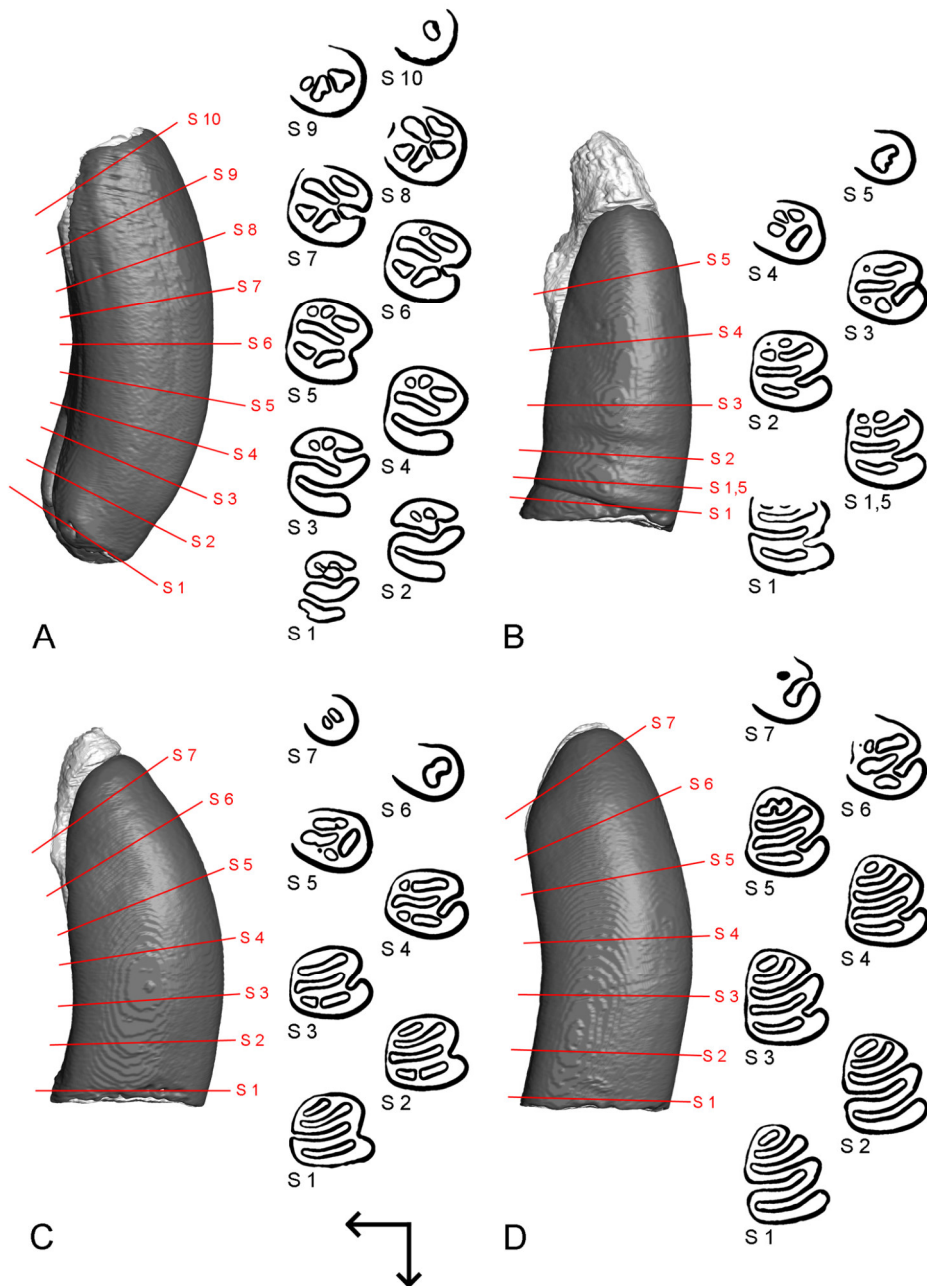
**Tab. A 3:** Technische Daten der  $\mu$ CT-Scans von *Steneofiber depereti*. k.A.: Keine Angabe möglich.

Taxon	Inventarnummer STIPB-HaH	Voltage [kV]	Current [ $\mu$ A]	Timing [ms]	Voxel-Größe [ $\mu$ m]
<i>Steneofiber depereti</i>	5080	150	140	667	21,01
	5086	k.A.	k.A.	k.A.	k.A.
	5102	112	112	400	12,55
	5165	120	110	400	13,20
	6376	120	110	400	21,35
	6381	150	140	667	21,00
	6383	120	110	400	13,20
	6384	150	140	667	21,01
	6385	120	110	400	13,20
	6443	150	140	667	21,01

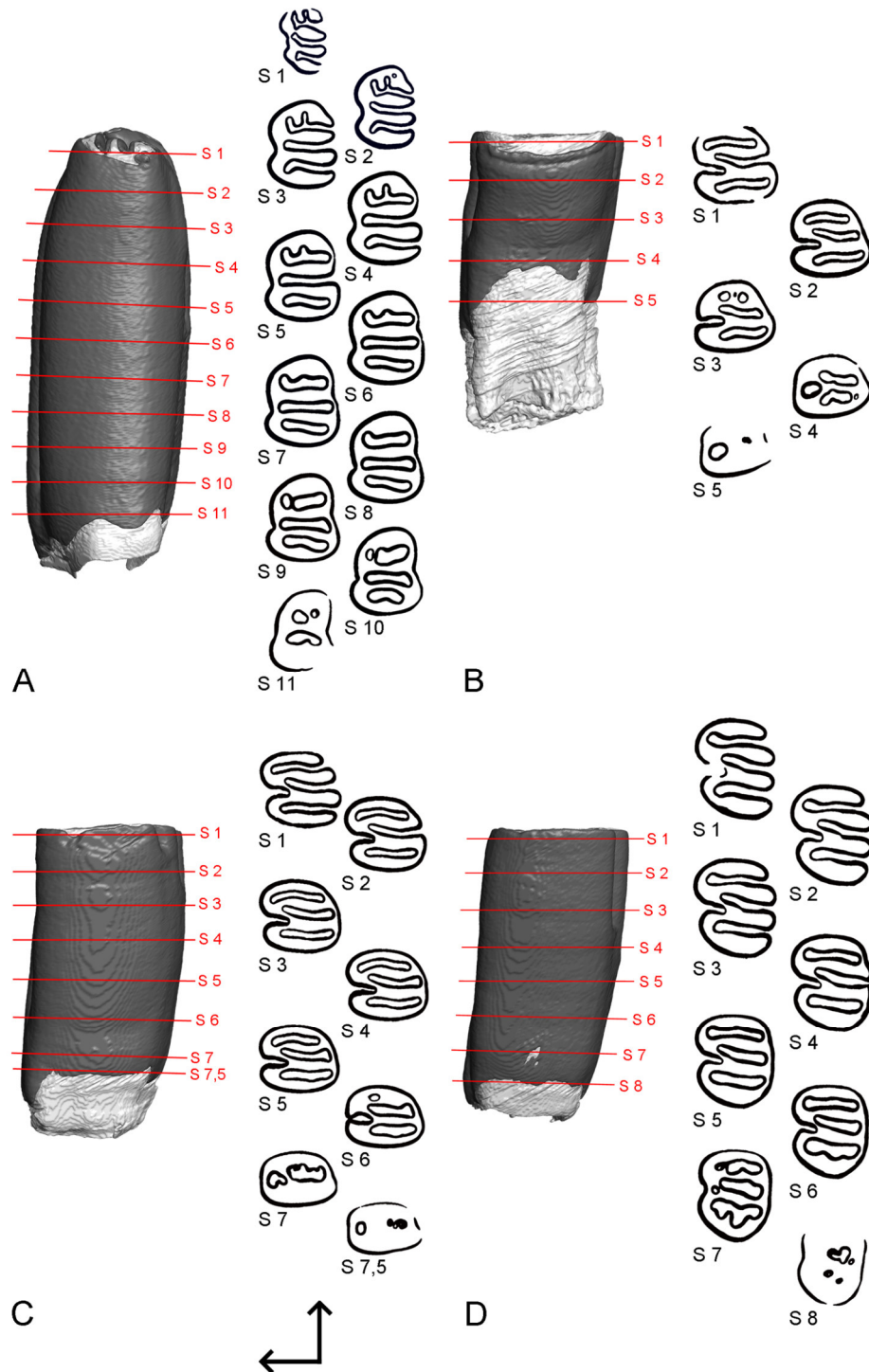


**Tab. A 4:** Technische Daten der  $\mu$ CT-Scans von *Mytagaulus elassos*.

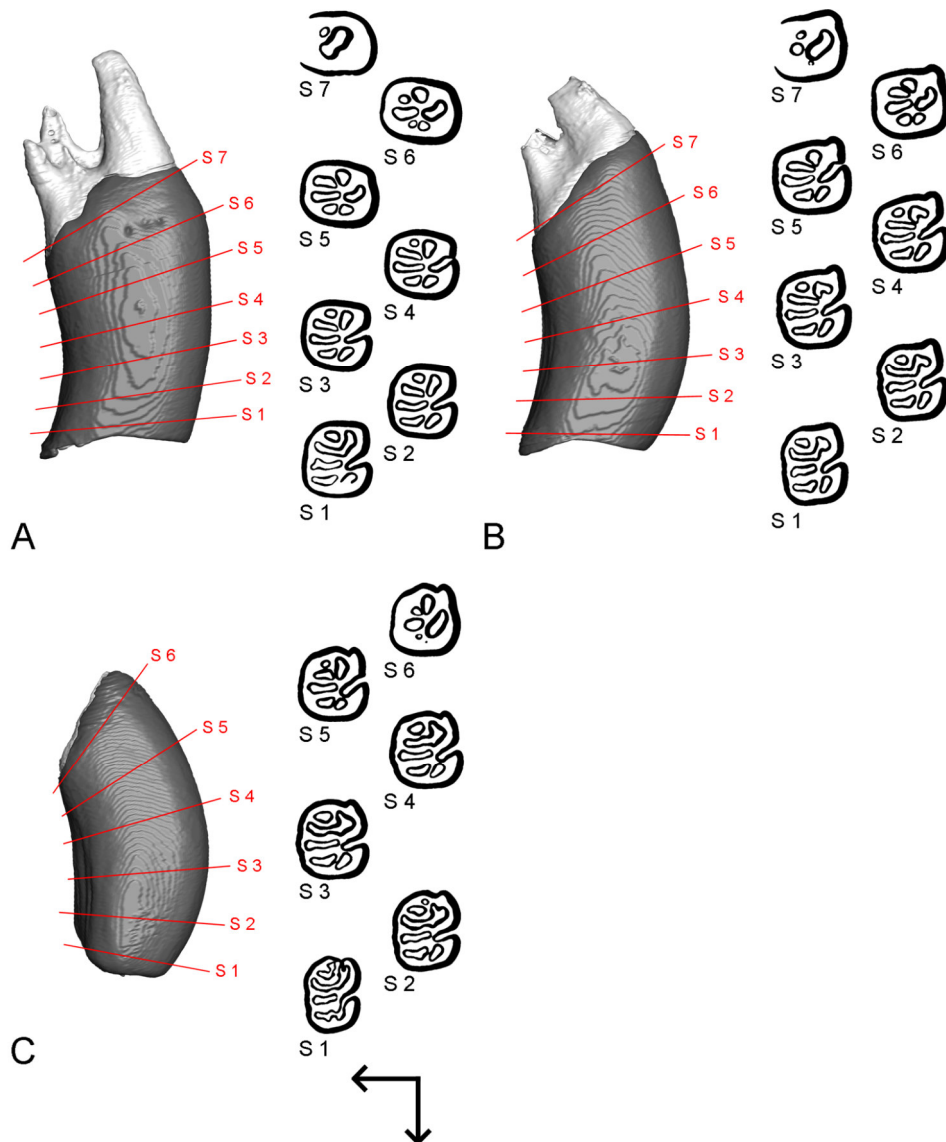
Taxon	Inventarnummer	Voltage [kV]	Current [ $\mu$ A]	Timing [ms]	Voxel-Größe [ $\mu$ m]
<i>Mytagaulus elassos</i>	UF 24185	130	130	1000	17,35
	UF 24186	130	130	1000	17,35
	UF 24187	130	130	1000	17,35
	UF 24188	130	130	1000	17,35
	UF 24190	130	130	1000	18,21
	UF 24191	130	130	1000	17,35
	UF 24192	140	125	1000	17,60
	UF 24193	130	130	1000	18,21
	UF 24194	130	130	1000	17,35
	UF 24297	140	125	1000	17,57
	UF 32050	160	160	500	44,42



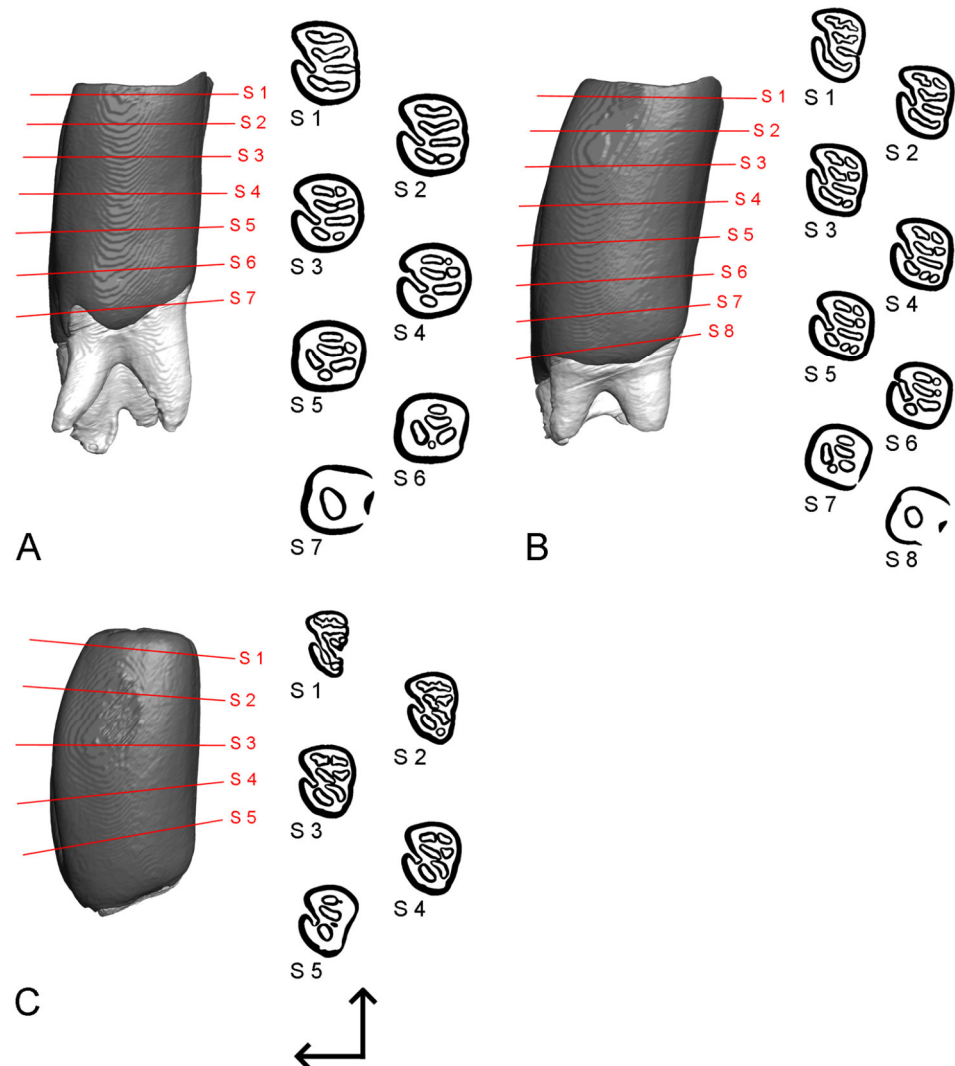
**Abb. A 1:** Schnittebenen (S) der Oberkieferbackenbezahnung von ZMH 3572 *Cuniculus paca* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** P4; **B:** M1; **C:** M2; **D:** M3. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.



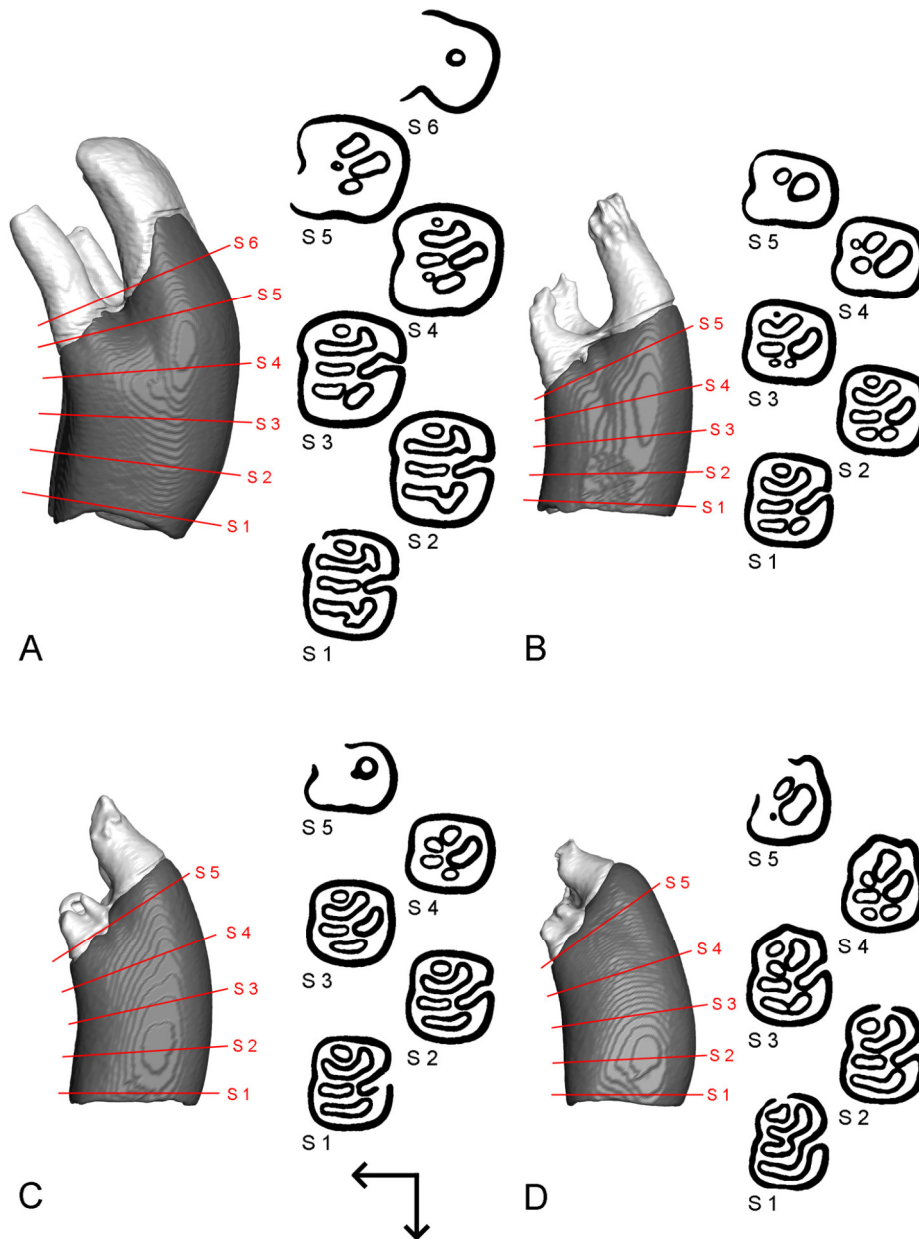
**Abb. A 2:** Schnittebenen (S) der Unterkieferbackenbezahnung von ZMH 3572 *Cuniculus paca* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** p4; **B:** m1; **C:** m2; **D:** m3. Die letzte Schnittebene des m2 befindet sich nur im halben Abstand wie die übrigen, daher wurde sie als S7,5 nummeriert. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.



**Abb. A 3:** Schnittebenen (S) der Oberkieferbackenbezahnung von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** M1; **B:** M2; **C:** M3. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.

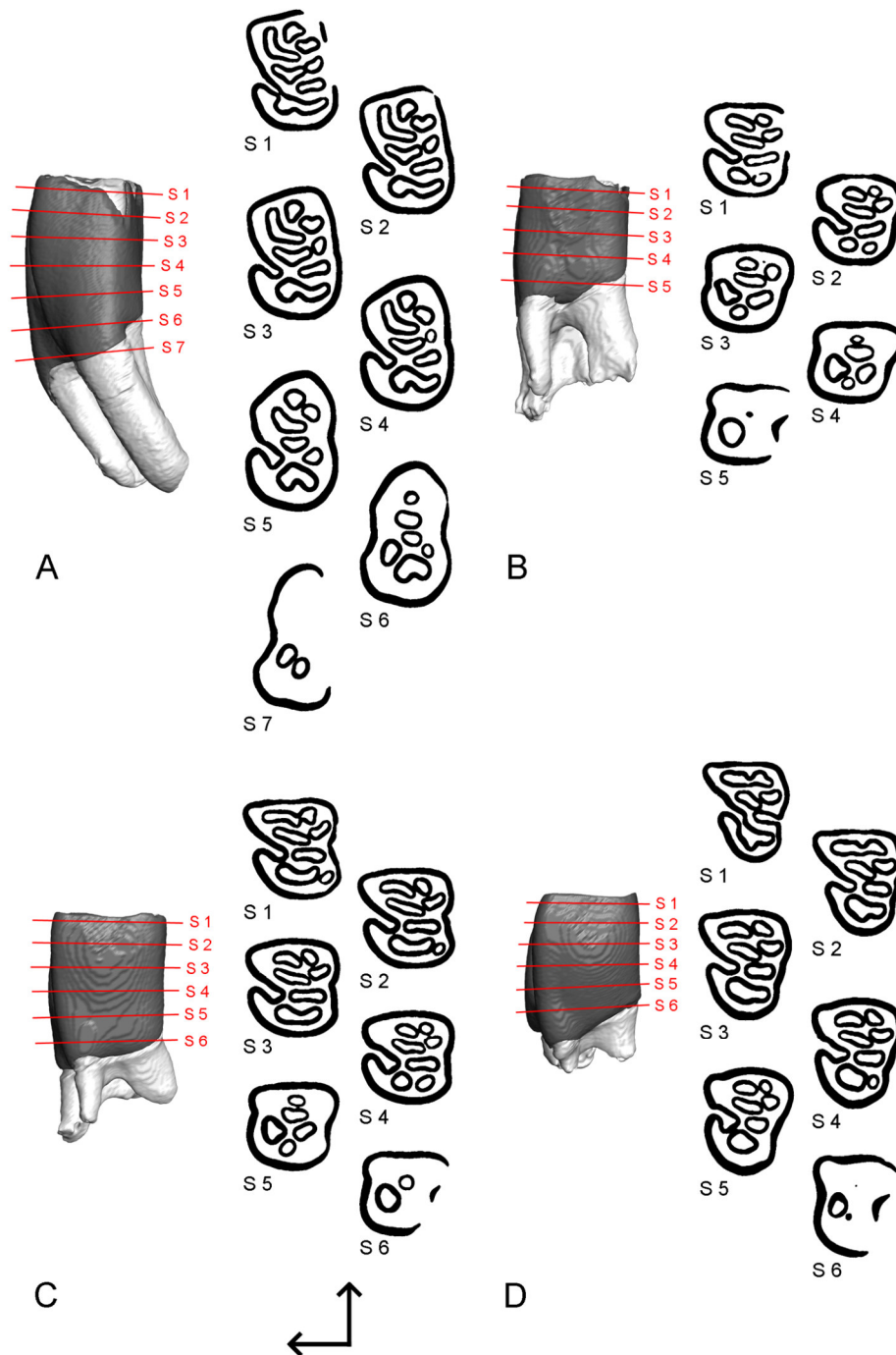


**Abb. A 4:** Schnittebenen (S) der Unterkieferbackenbezahnung von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** m1; **B:** m2; **C:** m3. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.

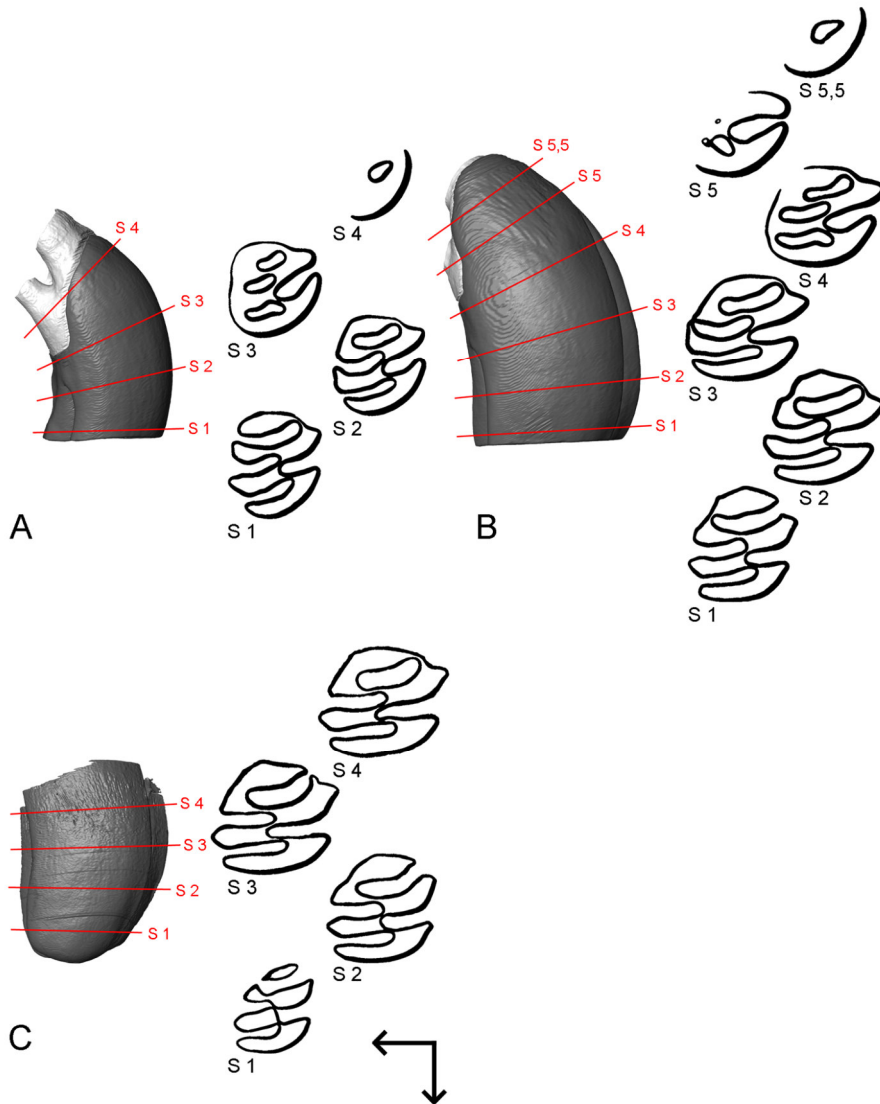


**Abb. A 5:** Schnittebenen (S) der Oberkieferbackenbeziehung von STIPB M 1128 *Dasyprocta leporina* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** P4; **B:** M1; **C:** M2; **D:** M3. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.



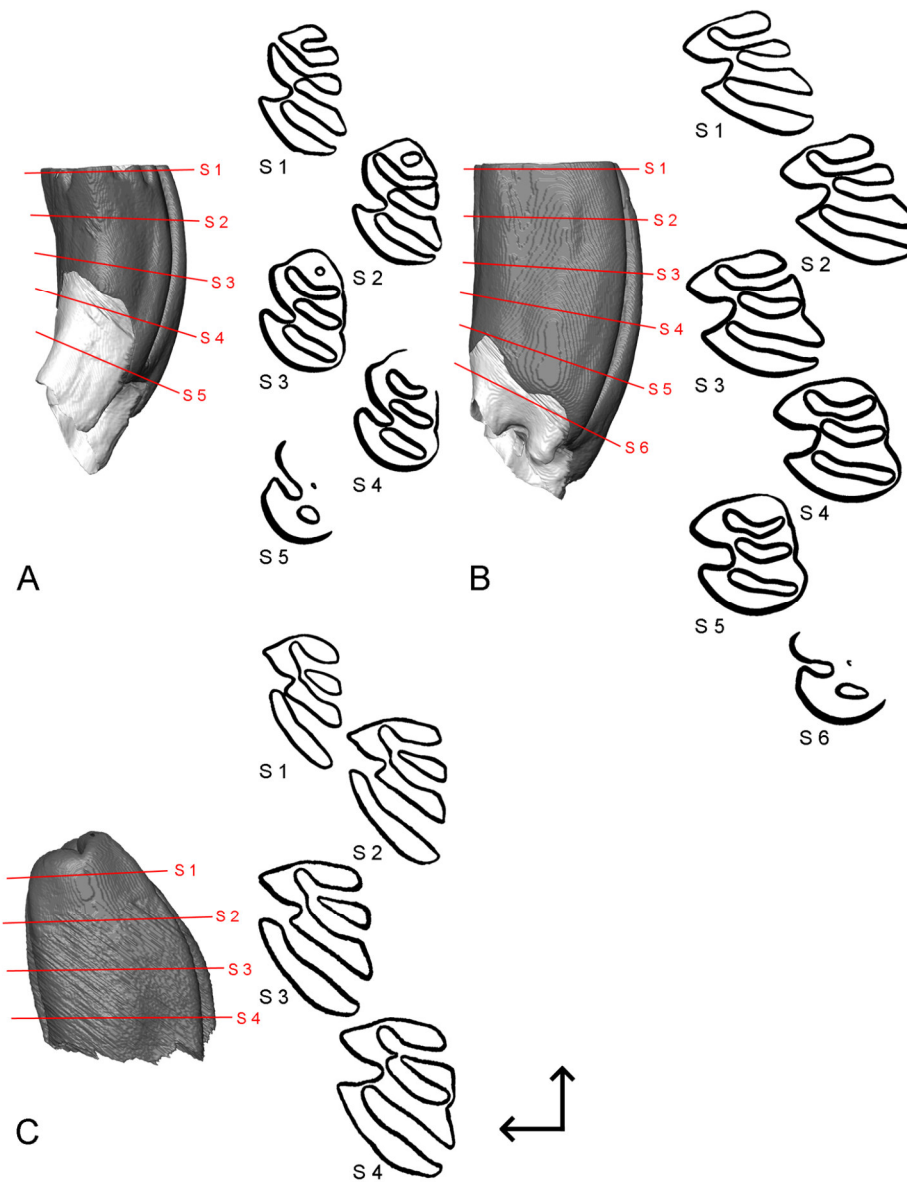


**Abb. A 6:** Schnittebenen (S) der Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 1128 *Dasyprocta leporina* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** p4; **B:** m1; **C:** m2; **D:** m3. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.

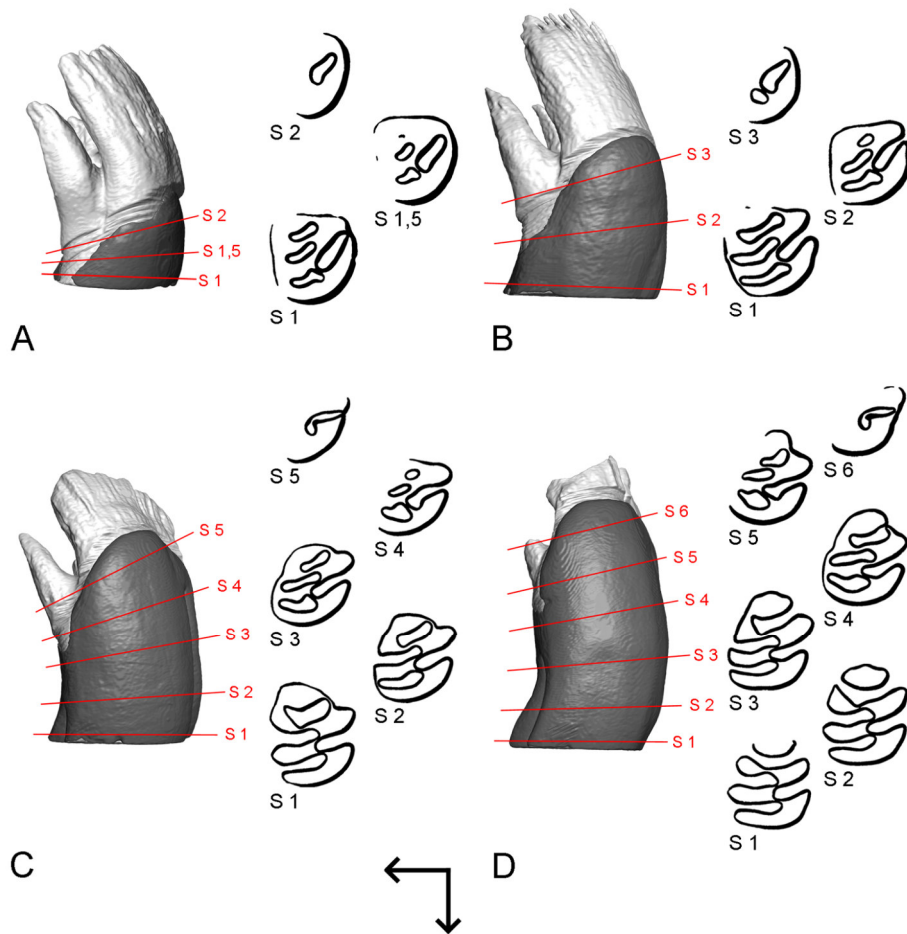


**Abb. A 7:** Schnittebenen (S) der Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** dP4; **B:** M1; **C:** M2. Die mit ...0,5 gekennzeichneten Schnittebenen liegen im halben Abstand zu den übrigen Schnittebenen. Die kleinen Pfeile geben buccal (links) und okklusal in den 3D-Modellen, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.

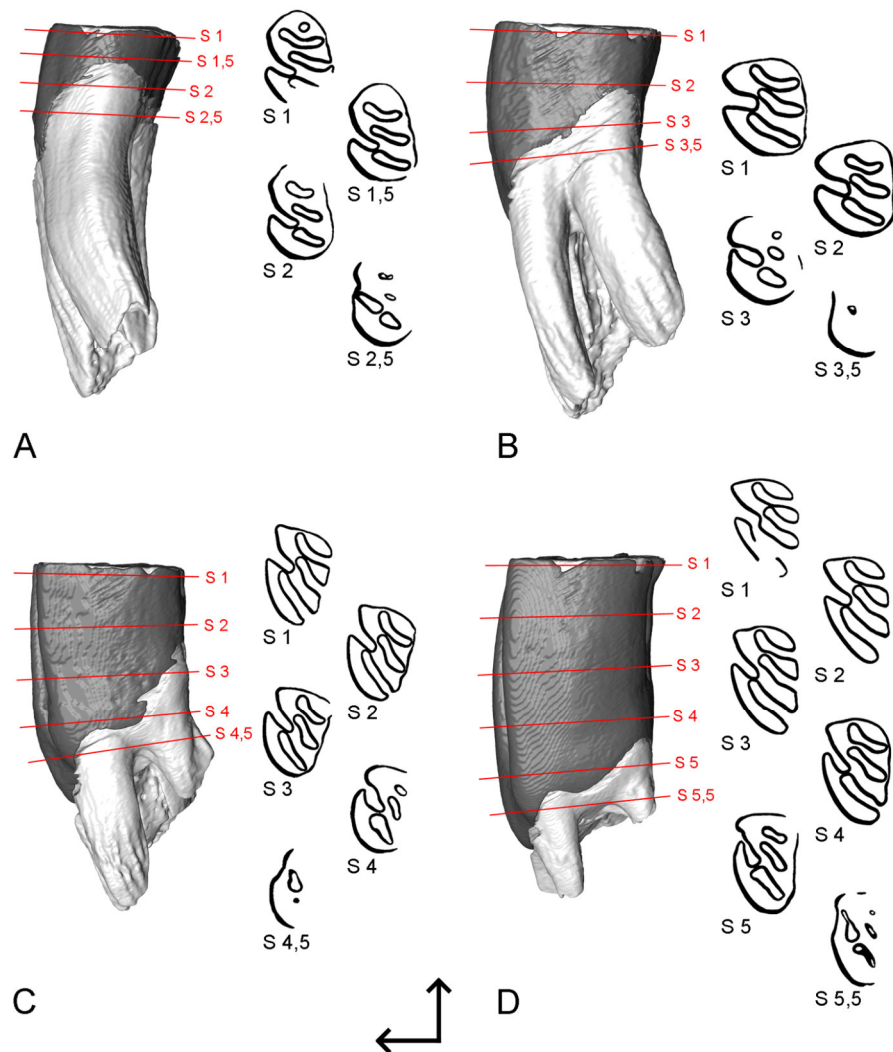




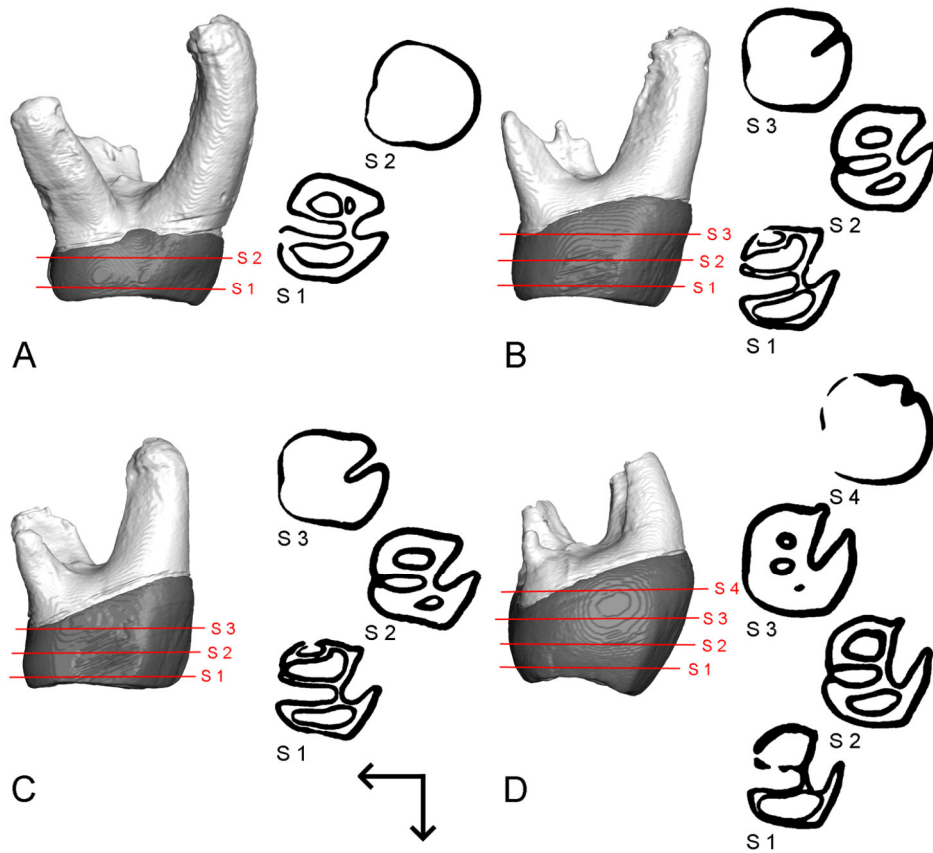
**Abb. A 8:** Schnittebenen (S) der Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** dp4; **B:** m1; **C:** m2. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.



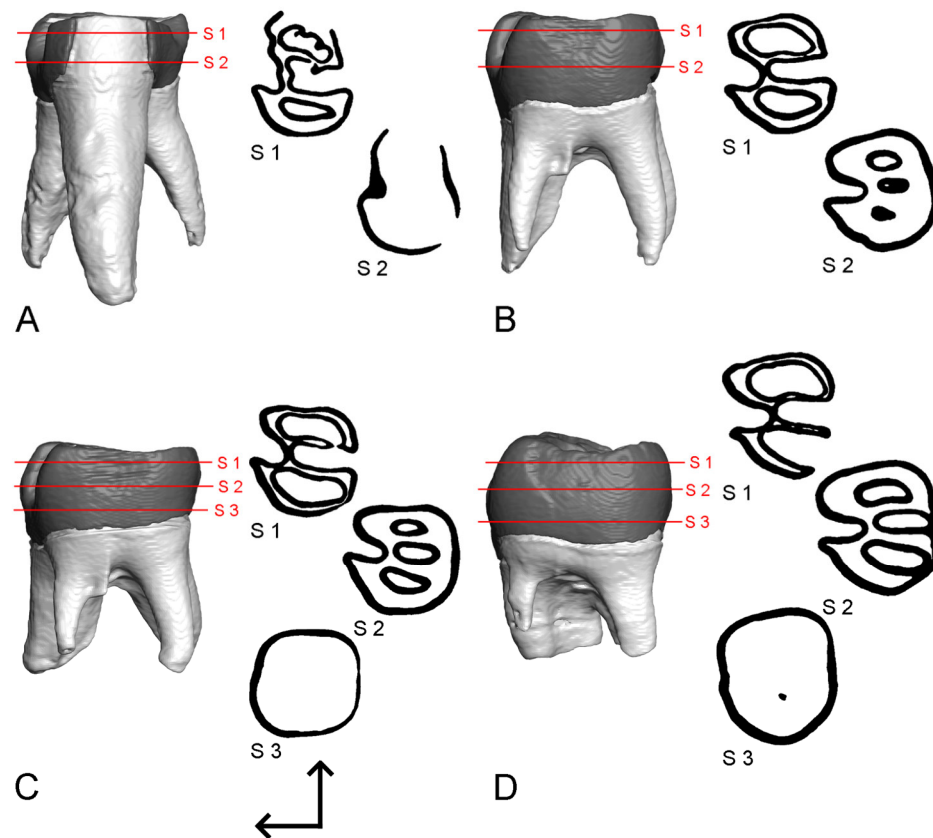
**Abb. A 9:** Schnittebenen (S) der Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** dP4; **B:** M1; **C:** M2; **D:** M3. Die mit ...0,5 gekennzeichneten Schnittebenen liegen im halben Abstand zu den übrigen Schnittebenen. Die kleinen Pfeile geben buccal (links) und okklusal in den 3D-Modellen, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.



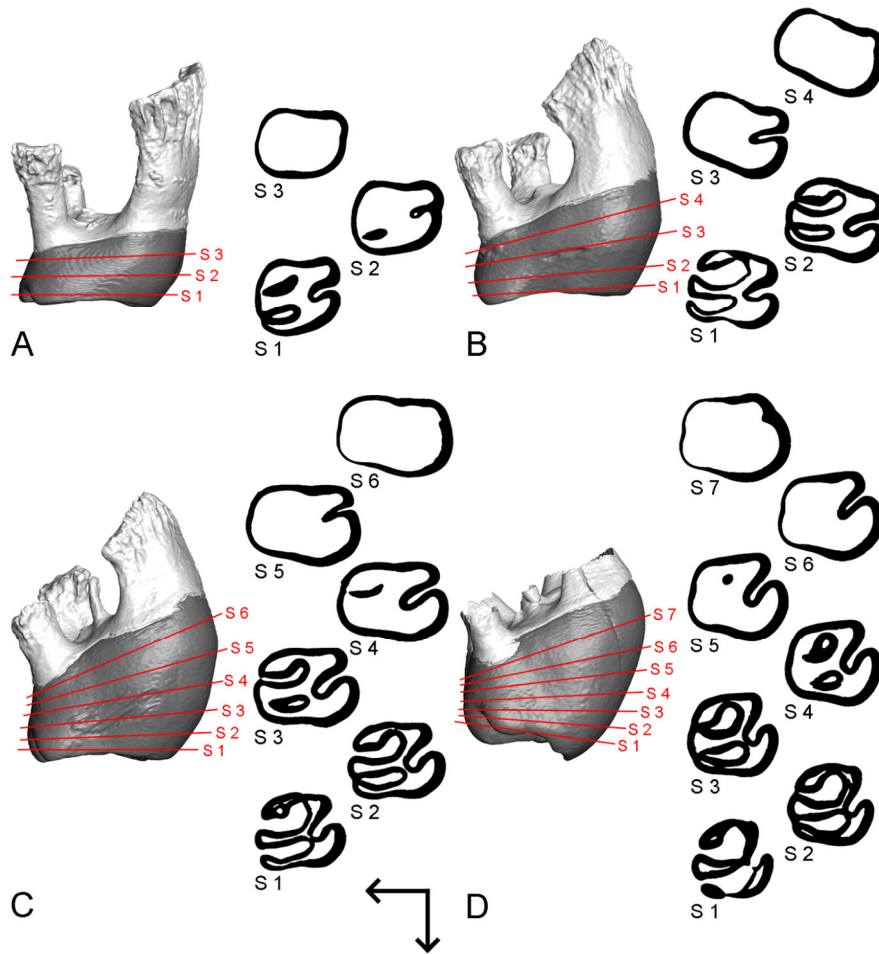
**Abb. A 10:** Schnittebenen (S) der Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** dp4; **B:** m1; **C:** m2; **D:** m3. Die mit ...,5 gekennzeichneten Schnittebenen liegen im halben Abstand zu den anderen Schnittebenen. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.



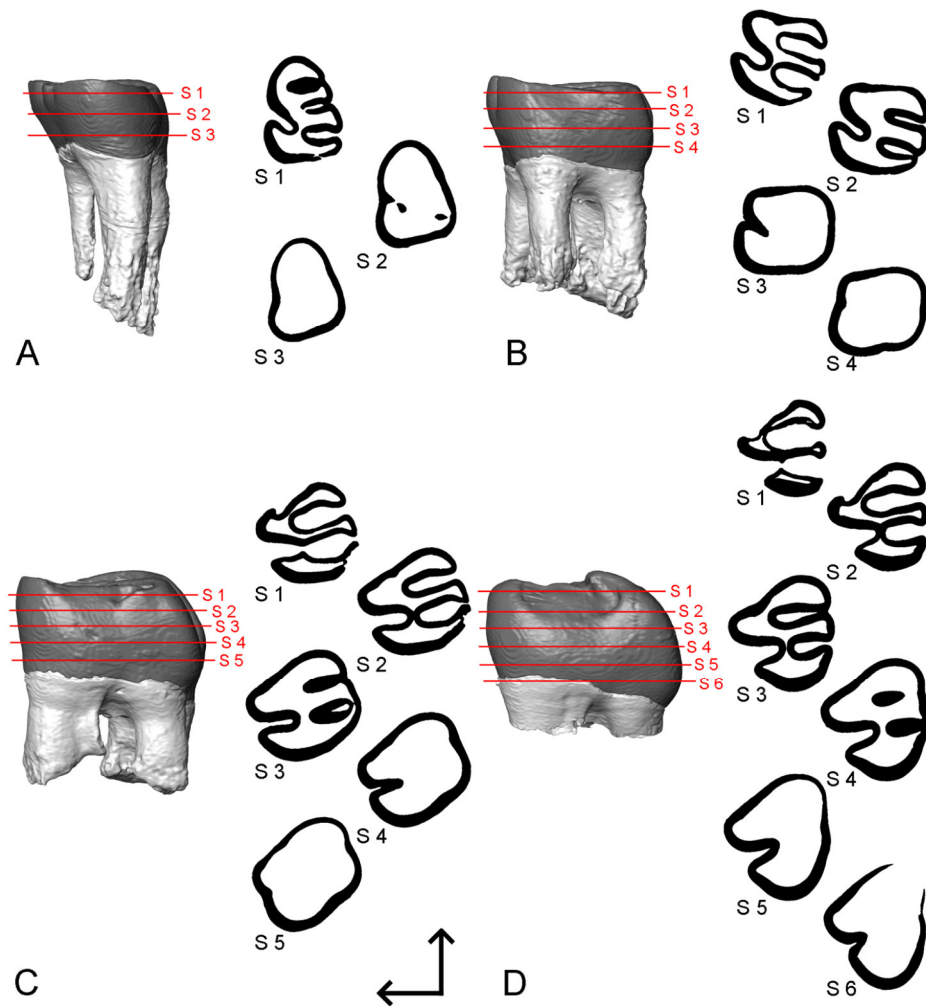
**Abb. A 11:** Schnittebenen (S) der Oberkieferbackenbeziehung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** dP4; **B:** M1; **C:** M2; **D:** M3. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.



**Abb. A 12:** Übersicht über die Schnittebenen (S) der Unterkieferbackenbezeichnung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** dp4; **B:** m1; **C:** m2; **D:** m3. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.

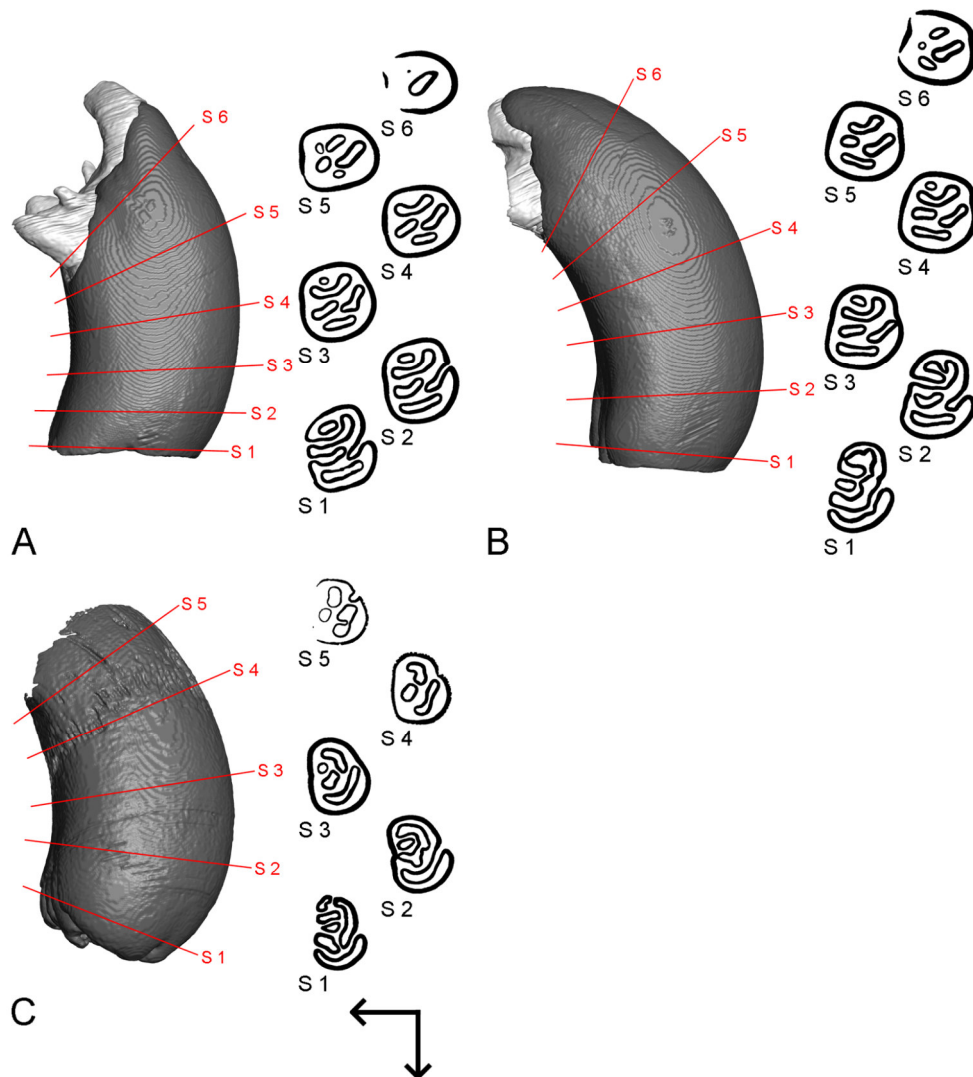


**Abb. A 13:** Schnittebenen (S) der Oberkieferbackenbezahnung von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** dP4; **B:** M1; **C:** M2; **D:** M3. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.



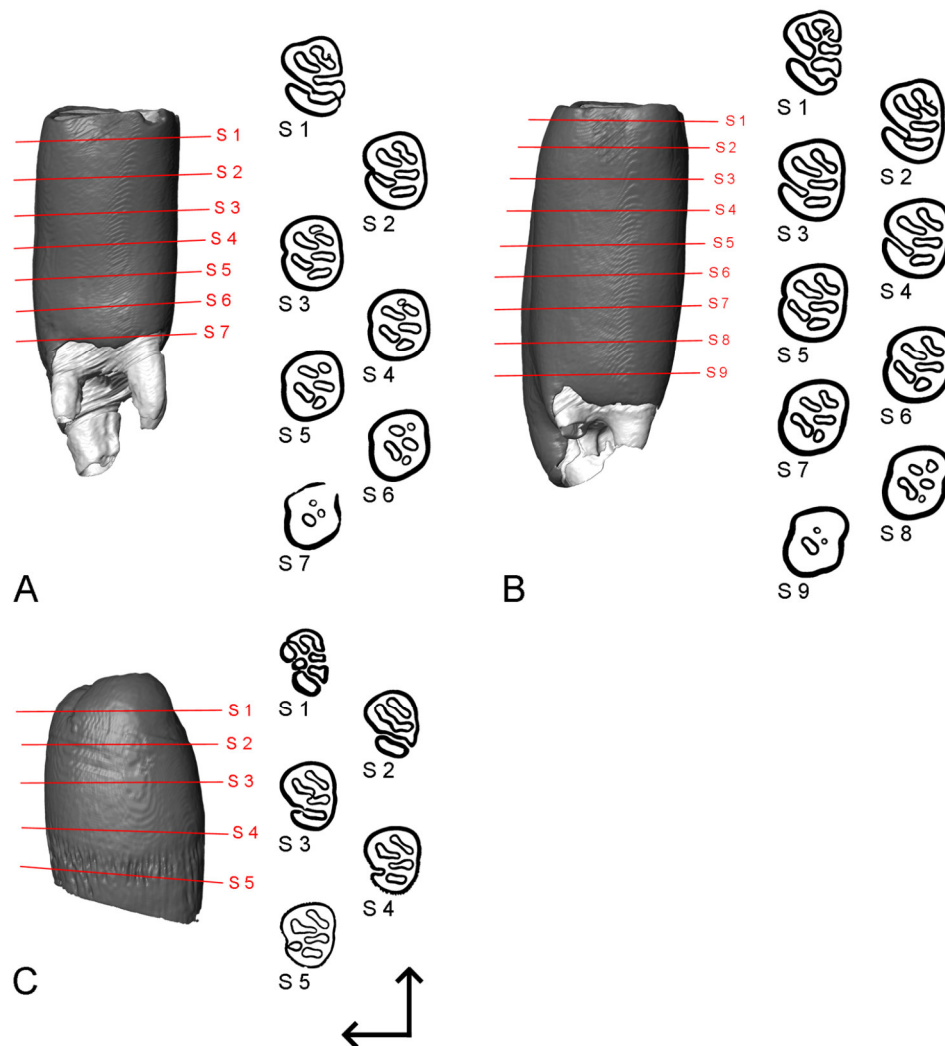
**Abb. A 14:** Schnittebenen (S) der Unterkieferbackenbezahnung von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** dp4; **B:** m1; **C:** m2; **D:** m3. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.



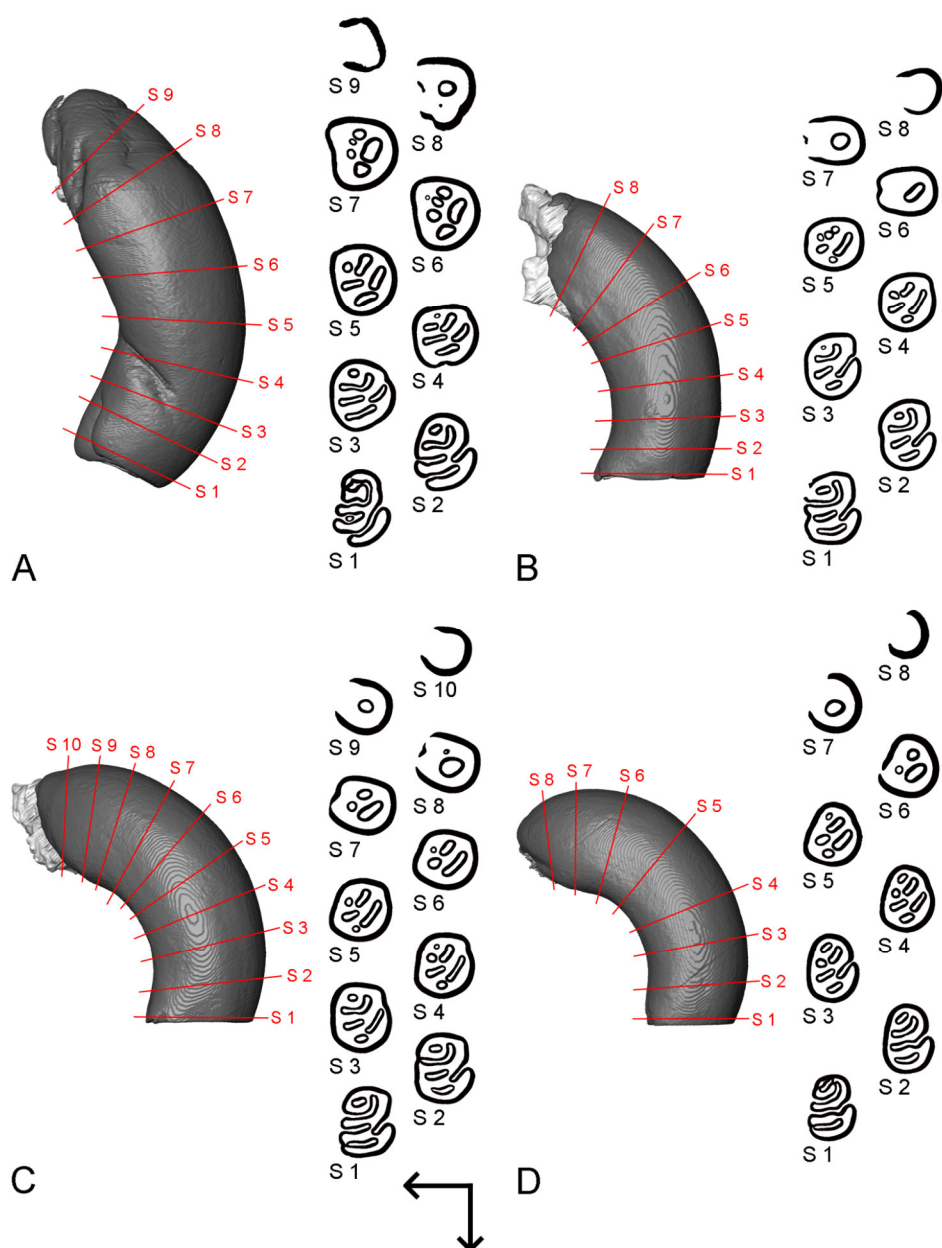


**Abb. A 15:** Schnittebenen (S) der Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** M1; **B:** M2; **C:** M3. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.

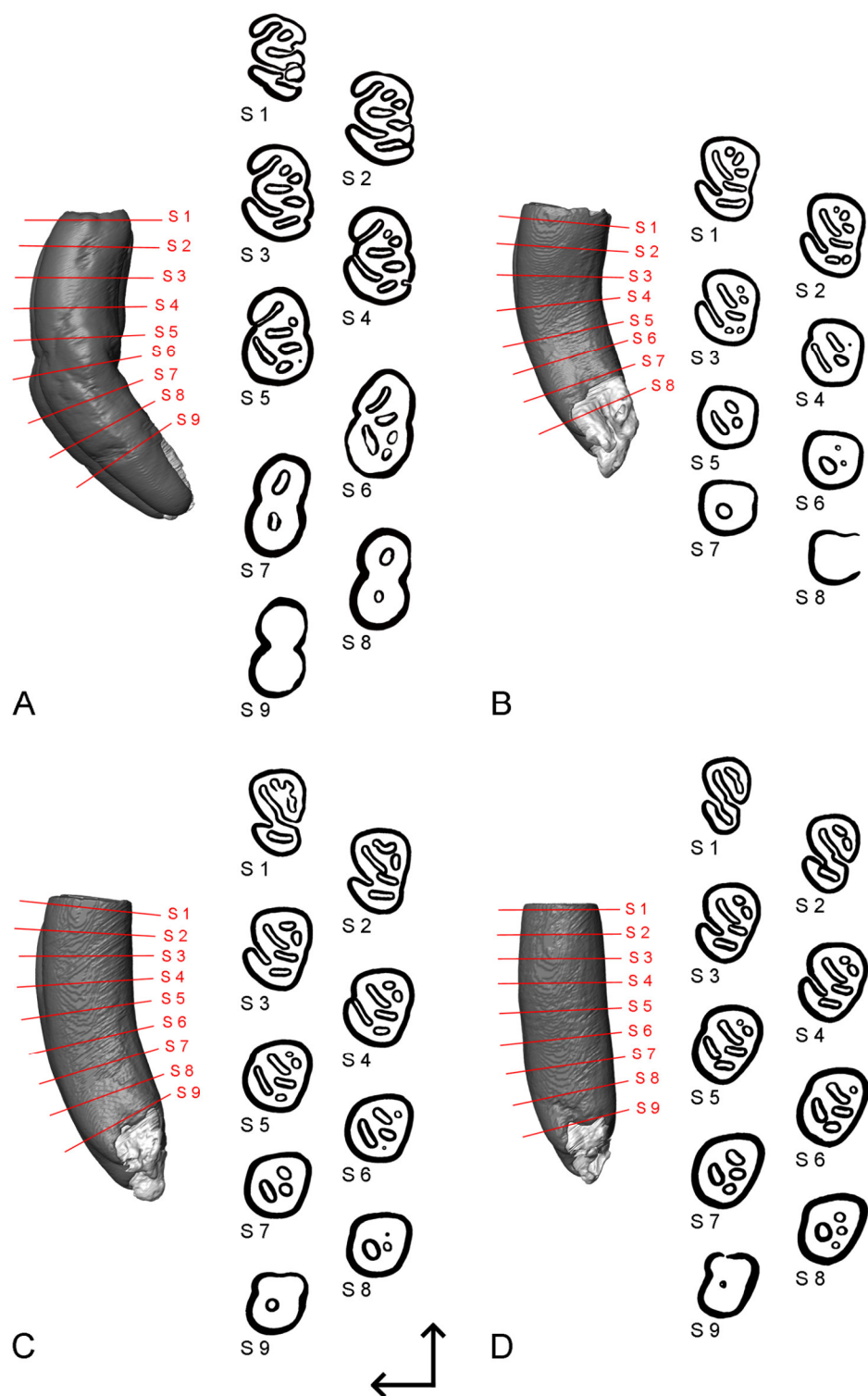




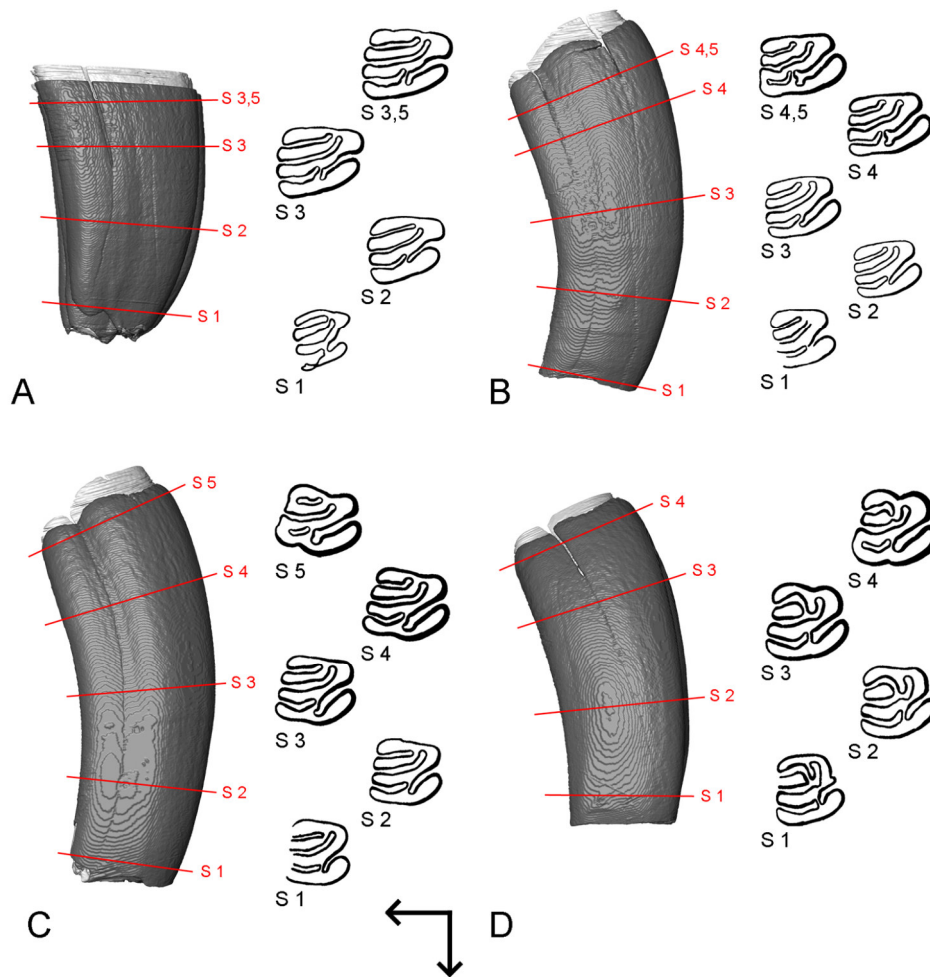
**Abb. A 16:** Schnittebenen (S) der Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 1137 *Hystrix cristata* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** m1; **B:** m2; **C:** m3. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.



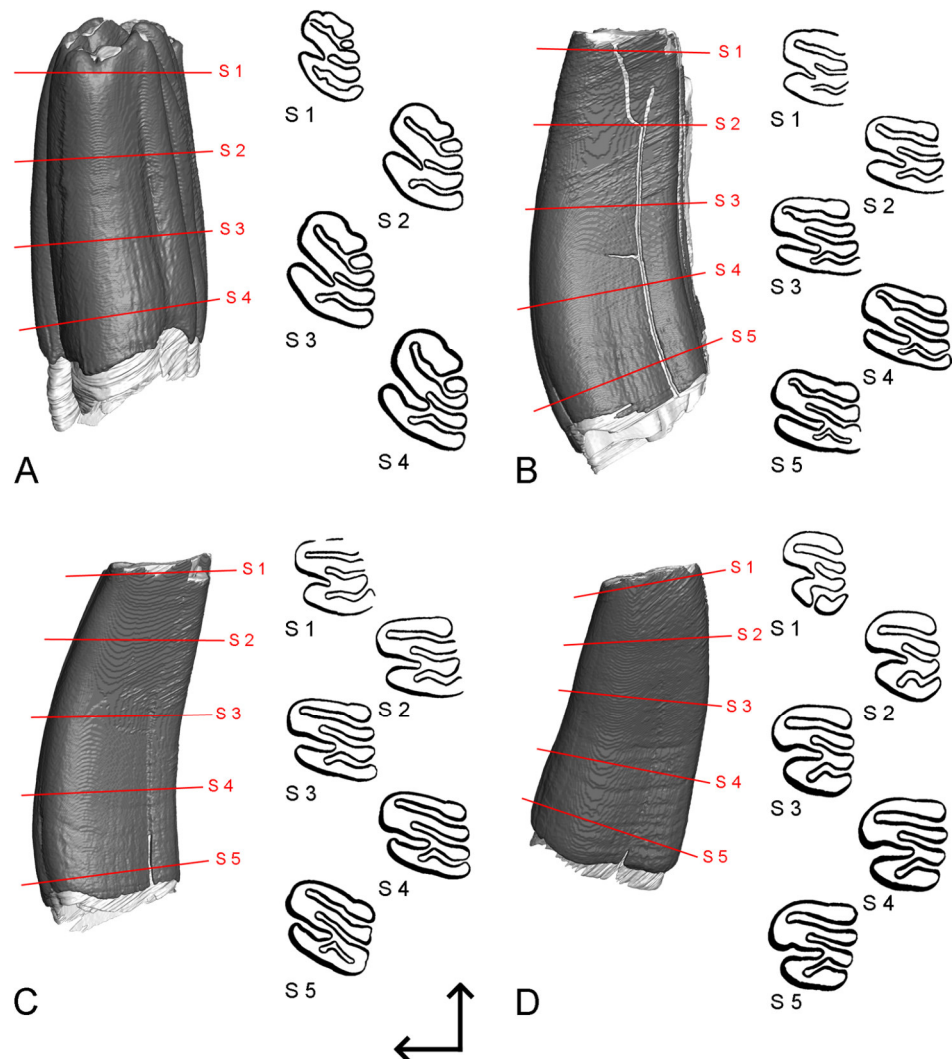
**Abb. A 17:** Schnittebenen (S) der Oberkieferbackenbezahnung von ZMH 7515 *Hystrix indica* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** P4; **B:** M1; **C:** M2; **D:** M3. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.



**Abb. A 18:** Schnittebenen (S) der Unterkieferbackenbezahnung von ZMH 7515 *Hystrix indica* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** p4; **B:** m1; **C:** m2; **D:** m3. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.

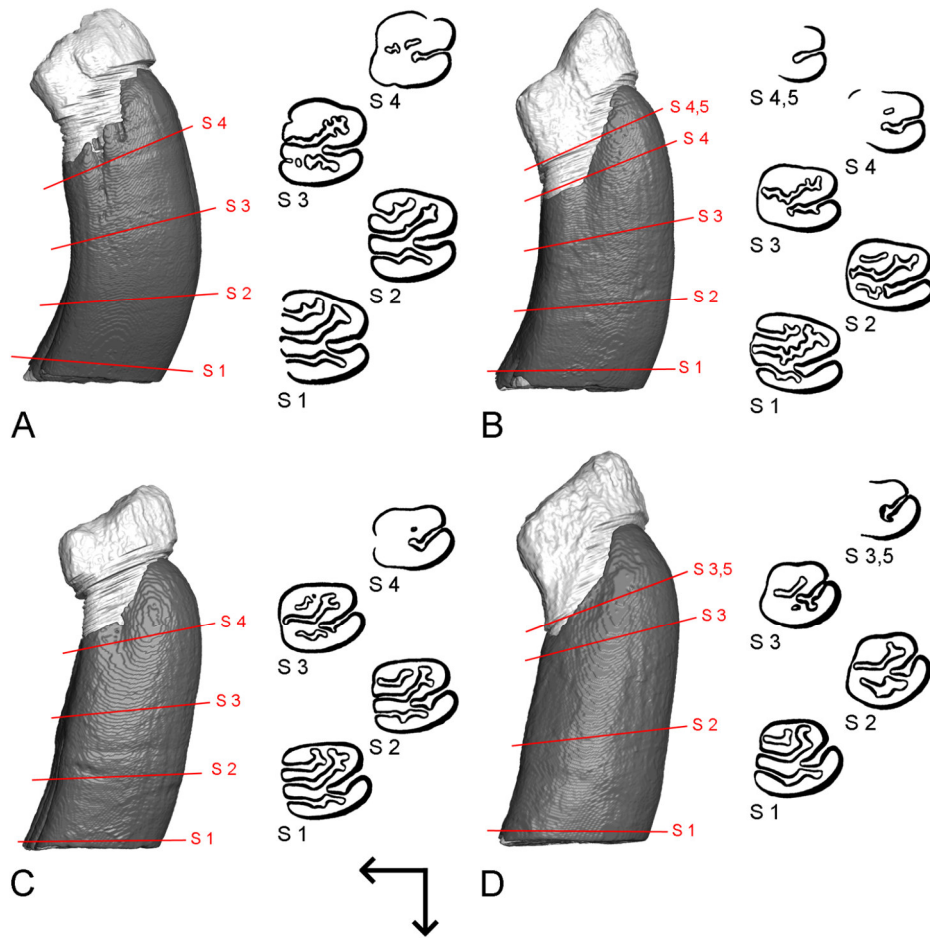


**Abb. A 19:** Schnittebenen (S) der Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 3346 *Castor canadensis* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** P4; **B:** M1; **C:** M2; **D:** M3. Bei den mit ...,5 versehenen Schnittebenen handelt es sich um Schnittebenen, die nur den halben Abstand wie die übrigen Schnittebenen aufweisen. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.

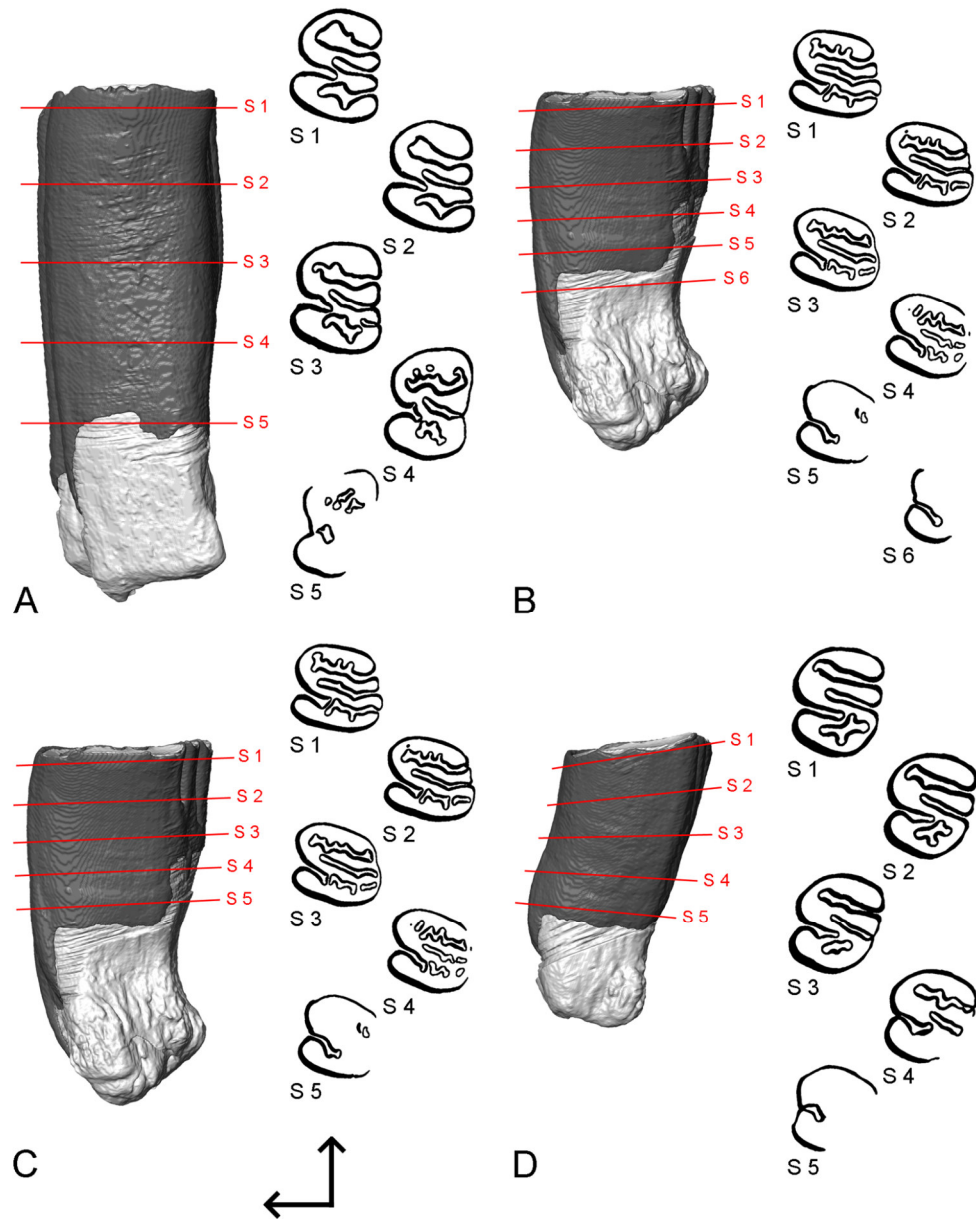


**Abb. A 20:** Schnittebenen (S) der Unterkieferbackenbezahnung von STIPB M 3346 *Castor canadensis* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** p4; **B:** m1; **C:** m2; **D:** m3. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.

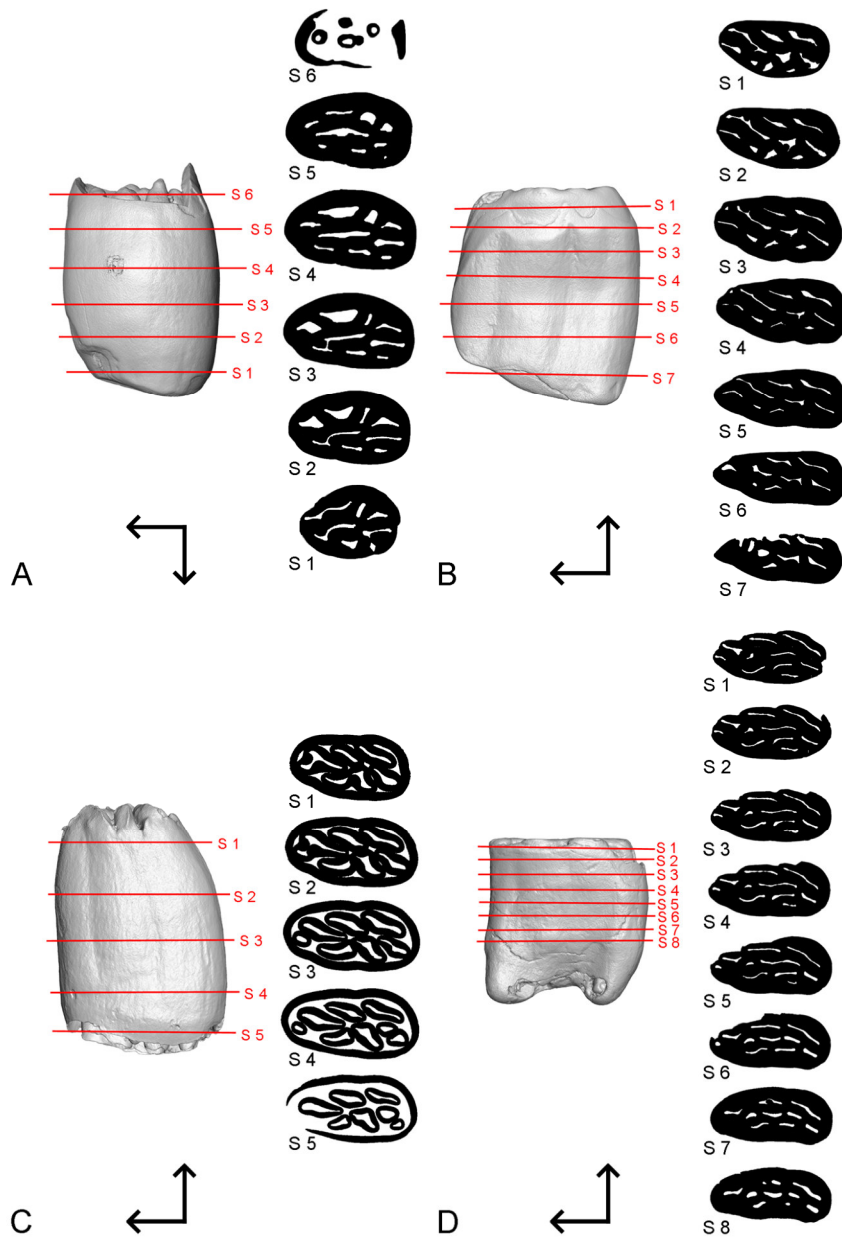




**Abb. A 21:** Schnittebenen (S) der Oberkieferbackenbezahnung von STIPB Maß 2 *Castor fiber* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** P4; **B:** M1; **C:** M2; **D:** M3. Bei den mit ...,5 versehenen Schnittebenen handelt es sich um Schnittebenen, die nur den halben Abstand wie die übrigen Schnittebenen aufweisen. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.

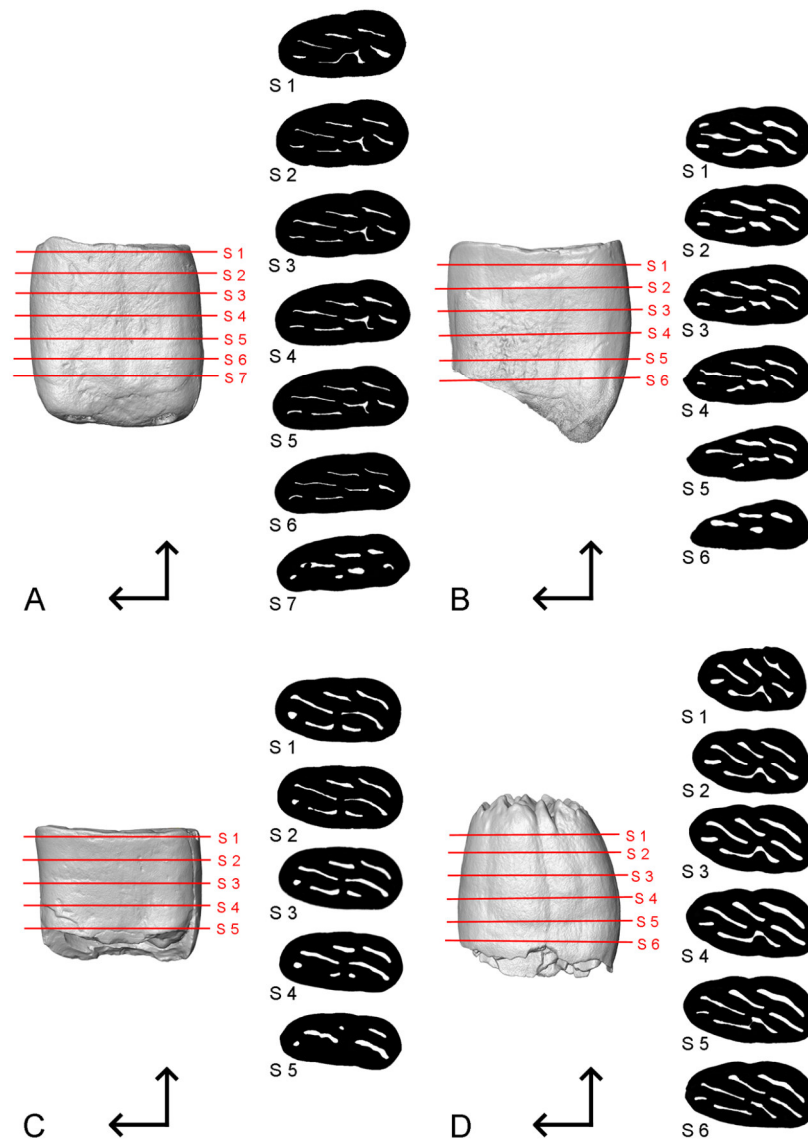


**Abb. A 22:** Schnittebenen (S) der Unterkieferbackenbezeichnung von STIPB Maü 2 *Castor fiber* und ihre Lage im 3D-Modell. **A:** p4; **B:** m1; **C:** m2; **D:** m3. Die Pfeile geben buccal (links) und okklusal im 3D-Modell, mesial in den Schnittebenen an. Ansicht der Modelle von mesial.

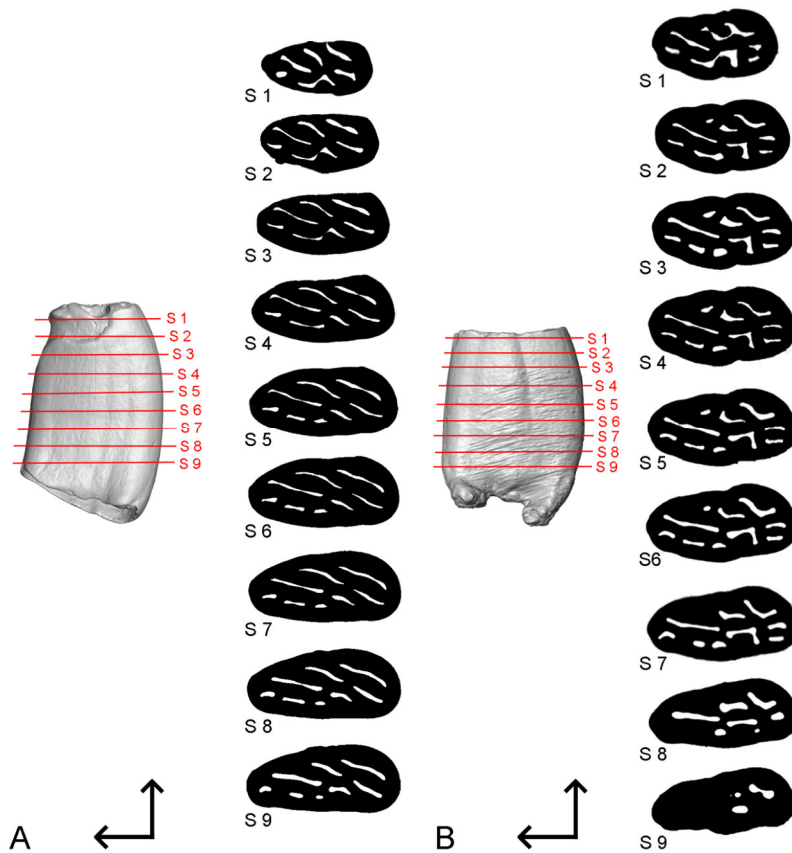


**Abb. A 23:** Schnittebenen (S) des bearbeiteten Materials von *Mylagaulus elassos* und ihre Position im 3D-Modell. **A:** UF 24194 P4 dex; **B:** UF 24185 p4 sin (gespiegelt); **C:** UF 24186 p4 sin (gespiegelt); **D:** UF 24187 p4 sin (gespiegelt). Die kleinen Pfeile geben mesial (links) und okklusal in den 3D-Modellen, buccal in den Schnittebenen an. Ansicht der 3D-Modelle von lingual. Aufgrund des geringen Unterschieds von Schmelz und Dentin ist hier nicht nur Schmelz, sondern auch Dentin in schwarz dargestellt (mit Ausnahme von C).





**Abb. A 24:** Schnittebenen (S) des bearbeiteten Materials von *Mylagaulus elassos* und ihre Position im 3D-Modell. **A:** UF 24190 p4 dex; **B:** UF 24191 p4 dex; **C:** UF 24192 p4 dex; **D:** UF 24193 p4 dex. Die kleinen Pfeile geben mesial (links) und okklusal in den 3D-Modellen, buccal in den Schnittebenen an. Ansicht der 3D-Modelle von lingual. Aufgrund des geringen Unterschieds von Schmelz und Dentin ist hier nicht nur Schmelz, sondern auch Dentin in schwarz dargestellt.



**Abb. A 25:** Schnittebenen (S) des bearbeiteten Materials von *Mylagaulus elassos* und ihre Position im 3D-Modell. **A:** UF 24297 p4 sin (gespiegelt); **B:** UF 32050 p4 dex. Die kleinen Pfeile geben mesial (links) und okklusal in den 3D-Modellen, buccal in den Schnittebenen an. Ansicht der 3D-Modelle von lingual. Aufgrund des geringen Unterschieds von Schmelz und Dentin ist hier nicht nur Schmelz, sondern auch Dentin in schwarz dargestellt.

## Anhang

**Tab. A 5:** Korrelation der Schnittebenen (S) und Abkaustadien der einzelnen Zahnpositionen der oberen sowie der unteren Backenbezahnung von ZMH 3572 *Cuniculus paca*.

P4	M1	M2	M3		p4	m1	m2	m3	
S1 A				A	S1 A				A
S2 C			S1 C	C1	S2 B			S1 B	B1
S3 C	S1 C	S1 C-D	S2 C	C2				S2 B	B2
S4 D	S1,5 D		S3 D	D1	S3 B		S1 B	S3 B	B3
S5 D-E	S2 D	S2 D		D2	S4 C				C1
S6 D-E		S3 D	S4 D	D3	S5 C-D	S1 C	S2 C		C2
S7 D-E	S3 E	S4 D	S5 D	D4	S6 D-E	S2 D	S3 D	S4 C-D	D1
			S6 D	D5	S7 D-E		S4 D	S5 D	D2
S8 E	S4 E	S5 E		E	S8 D-E		S5 D	S6 D	D3
S9 G		S6 G		G1	S9 D-E	S3 E	S6 E	S7 E	E
S10 G	S5 G	S7 G	S7 G	G2	S10 D-E	S4 F	S7 F		F
					S11 G	S5 G	S7,5 G	S8 G	G

**Tab. A 6:** Korrelation der Schnittebenen (S) und Abkaustadien der Molaren der oberen und unteren Backenbezahnung von ZMH 6121 *Dasyprocta azarae*.

M1	M2	M3		m1	m2	m3	
		S1 A	A			S1 A	A
	S1 D	S2 D	D1		S1 C-D		D1
S1 D	S2 D	S3 D	D2	S1 D	S2 D	S2 D	D2
S2 D	S3 D	S4 D	D3	S2 D	S3 D		D3
S3 D	S4 D		D4	S3 D	S4 D	S3 D	D4
S4 D	S5 D-E	S5 D	D5	S4 D	S5 D	S4 D	D5
S5 E	S6 E		E1	S5 E	S6 D-E		E
S6 E		S6 E-F	E2	S6 E-F	S7 E-F	S5 F	E-F
S7 F-G	S7 F-G		F-G	S7 G	S8 G		G

## Anhang

**Tab. A 7:** Korrelation der Schnittebenen (S) und Abkaustadien der einzelnen Zahnpositionen der oberen und unteren Backenbezahnung von STIPB M 1129 *Dasyprocta leporina*.

P4	M1	M2	M3		p4	m1	m2	m3	
S1 D		S1 D	S1 D	D1				S1 D	D1
S2 D		S2 D	S2 D	D2	S1 D		S1 D		D2
S3 D	S1 D		S3 D	D3	S2 D	S1 D	S2 D	S2 D	D3
	S2 E	S3 E	S4 E	E1	S3 D		S3 D	S3 D	D4
S4 E	S3 E	S4 E		E2	S4 D	S2 D	S4 D	S4 D	D5
S5 F	S4 F			F1	S5 D				D6
	S5 F	S5 F	S5 F	F2		S3 E			E
S6 G				G	S6 E-F	S4 F	S5 E-F	S5 D-F	E-F
					S7 G	S5 G	S6 G	S6 G	G

**Tab. A 8:** Korrelation der Schnittebenen (S) und Abkaustadien der einzelnen Zahnpositionen der oberen und unteren Backenbezahnung von STIPB M 6257 *Myocastor coypus*.

dP4	M1	M2		dp4	m1	m2	
		S1 A	A			S1 A	A
		S2 B	B1	S1 B	S1 B	S2 B	B1
S1 B	S1 B	S3 B	B2		S2 B	S3 B	B2
	S2 C	S4 C	C1	S2 C	S3 C	S4 C	C
S2 C	C		C2	S3 D	S4 D		D1
	S3 C		C3	S4 D	S5 D		D2
S3 D	S4 D		D	S5 F	S6 F		F
	S5 F		F				
S4 G	S5,5 G		G				

**Tab. A 9:** Korrelation der Schnittebenen (S) und Abkaustadien der einzelnen Zahnpositionen der oberen und unteren Backenbezahnung von STIPB M 1122 *Myocastor coypus*.

dP4	M1	M2	M3		dp4	m1	m2	m3	
			S1 B	B1				S1 B	B1
		S1 C	S2 B	C-B				S2 B	B2
		S2 C	S3 B	C-B			S1 B	S3 B	B3
	S1 D	S3 D	S4 D	D1	S1 C		S2 C	S4 C	C
S1 D-E	S2 D	S4 D	S5 D	D2	S1,5 D	S1 D	S3 D	S5 D	D1
S1,5 E-F				E-F	S2 D	S2 D			D2
S2 G	S3 G	S5 G	S6 G	G	S2,5 F-G	S3 F	S4 F	S5,5 F-G	F-G
						S3,5 G	S4,5 G		G

## Anhang

**Tab. A 10:** Korrelation der Schnittebenen (S) und Abkaustadien der einzelnen Zahnpositionen der oberen und unteren Backenbezahnung von STIPB M 1128 *Erethizon dorsatum*.

dP4	M1	M2	M3		dp4	m1	m2	m3	
			S1 A	A				S1 A	A
	S1 B	S1 B		B	S1 B	S1 B	S1 B		B
S1 C			S2 C	C				S2 C	C
	S2 C-D	S2 C-D		C-D			S2 D		D
			S3 F	F		S2 F			F
	S3 G	S3 G		G	S2 H		S3 H	S3 H	H
S2 H			S4 H	H					

**Tab. A 11:** Korrelation der Schnittebenen (S) und Abkaustadien der einzelnen Zahnpositionen der oberen und unteren Backenbezahnung von ZMH 4725 *Thryonomys swinderianus*.

dP4	M1	M2	M3		dp4	m1	m2	m3	
		S1 A	S1 A	A				S1 A	A
	S1 B	S2 B	S2 B	B		S1 B	S1 B	S2 B	B
	S2 C	S3 C	S3 C	C	S1 C	S2 C	S2 C	S3 C	C
S1 D		S4 D	S4 D	D			S3 D	S4 D	D
S2 F			S5 F	F	S2 G	S3 G	S4 G	S5 G	G
	S3 G	S5 G	S6 G	G	S3 H	S4 H	S5 H	S6 H	H
S3 H	S4 H	S6 H	S7 H	H					

**Tab. A 12:** Korrelation der Schnittebenen (S) und Abkaustadien der Molaren der oberen und unteren Backenbezahnung von STIPB M 1137 *Hystrix cristata*.

M1	M2	M3		m1	m2	m3	
		S1 A	A1			S1 A	A
	S1 A		A2		S1 B		B
S1 C	S2 C	S2 C	C	S1 C		S2 C	C
S2 D	S3 D-E	S3 E	D-E		S2 D	S3 D	D1
S3 E	S4 E	S4 E	E1		S3 D		D2
S4 E	S5 E	S5 E	E2	S2 D-E	S4 D	S4 D	D3
S5 E-F	S6 F		E-F	S3 E	S5 E	S5 E	E1
S6 G			G	S4 E	S6 E		E2
				S5 E	S7 E		E3
				S6 E	S8 E-F		E-F
				S7 F-G	S9 G		F-G

# Anhang

**Tab. A 13:** Korrelation der Schnittebenen (S) und Abkaustadien der einzelnen Zahnpositionen der oberen und unteren Backenbezahnung von ZMH 7515 *Hystrix indica*.

P4	M1	M2	M3		p4	m1	m2	m3	
S1 A			S1 A	A	S1 A				A
		S1 C		C1				S1 C	C1
S2 C	S1 C	S2 C-D		C2	S2 C		S1 C	S2 C	C2
	S2 D		S2 D	D	S3 C	S1 D	S2 D		C-D
S3 E	S3 D-E	S3 E	S3 D-E	D-E	S4 C-E	S2 D	S3 D	S3 D	D
S4 E				E1	S5 E	S3 D	S4 D-E	S4 D	D-E
S5 E	S4 E	S4 E	S4 E	E2			S5 E	S5 E	E1
S6 E		S5 E	S5 E	E3	S6 E-F	S4 E	S6 E	S6 E	E2
	S5 F	S6 F		F1		S5 F	S7 F	S7 F	F
S7 F		S7 F	S6 F	F2	S7 G	S6 F-G	S8 F-G	S8 F	F-G
	S6 G	S8 G		G1	S8 G	S7 G	S9 G	S9 G	G
S8 G	S7 G	S9 G	S7 G	G2	S9 H	S8 H			H
S9 H	S8 H	S10 H	S8 H	H					

**Tab. A 14:** Korrelation der Schnittebenen (S) und Abkaustadien der Oberkieferbackenbezahnung von STIPB M 3346 *Castor canadensis* und STIPB MaÜ 2 *Castor fiber*.

<i>Castor canadensis</i>					<i>Castor fiber</i>				
P4	M1	M2	M3		P4	M1	M2	M3	
S1 A				A					
S2 B	S1 B	S1 B	S1 B	B1					
S3 B	S2 B	S2 B	S2 B	B2					
S3,5 B	S3 B	S3 B		B3	S1 B				B1
	S4 B	S4 B	S3 B	B4	S2 B		S1 B		B2
	S4,5 C			C1		S1 C	S2 C	S 1 C	C
		S5 C	S4 C	C2					
						S2 D			D1
					S3 D		S3 D	S 2 D	D2
					S4 F-G	S3 F		S 3 F	F
						S4 G	S4 G		G1
						S4,5 G		S 3,5 G	G2

# Anhang

**Tab. A 15:** Korrelation der Schnittebenen (S) und Abkaustadien der Unterkieferbackenbezeichnung von STIPB M 3346 *Castor canadensis* und STIPB MaÜ 2 *Castor fiber*.

<i>Castor canadensis</i>					<i>Castor fiber</i>				
p4	m1	m2	m3		p4	m1	m2	m3	
S1 A				A					
S2 B			S1 B	B1					
S3 B	S1 B	S1 B	S2 B	B2					
S4 B	S2 B	S2 B	S3 B	B3					
	S3 B	S3 B	S4 B	B4	S1 B				B1
	S4 B	S4 B	S5 B	B5	S2 B	S1 B			B2
	S5 C	S5 C		C			S1 C	S1 C	C1
								S2 C	C2
					S3 C		S2 C		C3
						S2 C-D	S3 C-D	S3 C-D	C-D
						S3 D			D1
					S4 D	S4 D	S4 D	S4 D	D2
					S5 F-G	S5 F-G	S5 F-G		F-G
						S6 G		S5 G	G

**Tab. A 16:** Korrelation der einzelnen Schnittebenen (S) der einzelnen Exemplare von *Myiagaulus elassos*.

UF 24185	UF 24186	UF 24187	UF 24190	UF 24191	UF 24192	UF 24193	UF 24297	UF 32050
	S1					S1	S1	S1
						S2	S2	
	S2							S2
			S1			S3	S3	
								S3
	S3		S2			S4	S4	
				S1	S1			S4
S1		S1	S3			S5	S5	
S2		S2		S2				S5
S3	S4	S3	S4	S3	S2	S6	S6	
S4		S4						S6
		S5	S5	S4	S3		S7	
S5		S6						S7
S6		S7	S6	S5	S4		S8	
S7	S5	S8					S9	S8
			S7	S6	S5			
								S9